Г.Л. БИЛИЧ, В.А. КРЫЖАНОВСКИЙ

БИОЛОГИЯ

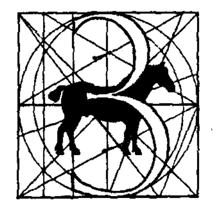
ПОЛНЫЙ КУРС

В трех томах

3

ТОМ

ЗООЛОГИЯ



МОСКВА
«ОНИКС 21 ВЕК»
2002

УДК 57(075.3)
ББК 28я729
Б 61

Рецензенты:

доктор медицинских наук, профессор,
академик Российской академии естественных наук *Л.Е.Этинген*;
доктор биологических наук, профессор *А.Г.Булычёв*

Авторы:

Билич Габриэль Лазаревич, академик Российской академии естественных наук, вице-президент Национальной академии ювенологии, академик Международной академии наук, доктор медицинских наук, профессор, директор Северо-Западного филиала Восточно-Европейского института психоанализа. Автор 306 опубликованных научных работ, в том числе 8 учебников, 14 учебных пособий, 8 монографий.

Крыжановский Валерий Анатольевич, кандидат биологических наук, преподаватель Московской медицинской академии им. И.М. Сеченова, автор 39 опубликованных научных работ и двух учебных пособий.

Билич Г. Л., Крыжановский В. А.

Б 61 Биология. Полный курс. В 3-х т. Том 3. Зоология. — М.: ООО «Издательский дом «ОНИКС 21 век», 2002. — 544 с., ил.

ISBN 5-329-00375-X
ISBN 5-329-00603-1 (Том 3. Зоология)

Представлены подробные современные данные о строении и жизнедеятельности животных. Рассмотрены наиболее распространенные группы беспозвоночных и позвоночных животных на всех иерархических уровнях — от ультраструктурного до макроскопического. Особое внимание уделено сравнительно-анатомическим аспектам различных систематических групп животных. Значительная часть книги посвящена млекопитающим.

Книга предназначена для учащихся школ с углубленным изучением биологии, абитуриентов и студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлениям и специальностям в области медицины, биологии, экологии, ветеринарии, а также для школьных учителей, аспирантов и преподавателей вузов.

УДК 57(075.3)
ББК 28я729

ISBN 5-329-00375-X
ISBN 5-329-00603-1 (Том 3. Зоология)

ЖИВОТНЫЕ

Все животные являются эукариотическими организмами. Вместе с грибами и слизевиками их относят к гетеротрофным организмам. Следовательно, для нормальной жизни им необходимы готовые органические вещества, которые они получают извне с пищей. В биоценозах животные входят в блок *консументов*, который подразделяется на несколько порядков: первого (животные, непосредственно питающиеся растениями, – травоядные), второго и последующего порядков (плотоядные животные, питающиеся травоядными животными и другими плотоядными). Поэтому существование животных возможно лишь в тесной связи с растениями, которые, напоминаем, составляют в любом биоценозе блок *продуцентов* (автотрофных организмов, связывающих неорганические вещества в сложные органические соединения).

Своеобразным исключением можно считать некоторых жгутиконосцев, обладающих хлоропластами. Они могут на свету осуществлять реакции фотосинтеза, а в темноте поглощать готовые органические вещества. Чередование автотрофного и гетеротрофного питания называется *смешанным*, или *миксотрофным* (*лат.* mixtus – смешанный), питанием. При этом следует отметить, что систематическое положение таких микроорганизмов остается спорным, и многие ботаники относят их к растениям.

Видовое разнообразие животных очень велико, они значительно превосходят по этому показателю другие царства. К настоящему времени известно более двух миллионов видов, и каждый год ученые открывают новые. В основном это беспозвоночные, однако вполне возможно обнаружение новых животных более крупных размеров, потому что до сих пор человек раскрыл далеко не все тайны океанских глубин. Наверняка там обитают множество еще неизвестных форм, и нас со временем ожидают громкие открытия.

Царство животных разделяют на два подцарства: одноклеточные и многоклеточные, каждое из которых включает в себя по несколько типов.

ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ (MONOCYTOZOA), ИЛИ ПРОСТЕЙШИЕ (PROTOZOA)

Главной характерной особенностью представителей этого подцарства следует считать **одноклеточное строение организма**. В отдельных случаях некоторые формы простейших могут напоминать многоклеточные образования. В частности, книдоспоридии образуют многоядерные *плазмодии* (*греч.* plasma – вылепленное). Кроме того, ряд простейших образуют колонии. Однако они не являются многоклеточными, поскольку ядра плазмодия не обособлены, а клетки колониальных форм, несмотря на то, что они могут быть соединены между собой цитоплазматическими мостиками, всегда располагаются в один слой и остаются недифференцированными.

Клетка простейшего содержит все компоненты и органеллы, свойственные эукариотической клетке (более подробно об этом сообщается в разделе, посвященном строению животной клетки). Наряду с этим у них можно обнаружить самые разнообразные специфические структуры, свойственные только им. К таким образованиям можно отнести сократительные вакуоли, светочувствительное пятно (глазок, или стигма), трихоцисты, мионемы, клеточный рот, клеточная глотка, порошица и др. Ц и т о п л а з м а простейших обычно разделяется на два слоя: более плотный наружный – *эктоплазму* (*греч.* ektos – вне, снаружи, plasma – вылепленное, образование) и внутренний, содержащий большинство органоидов и ядро,– *эндоплазму* (*греч.* endon – внутри, plasma – вылепленное, образование).

Между эктоплазмой и эндоплазмой у свободноживущих пресноводных форм имеется одна или две *сократительные вакуоли*. Их главной функцией является регуляция водно-солевого баланса в клетке. Содержание солей в клетке значительно выше, чем в окружающей ее пресной воде. По закону осмоса растворитель

всегда пассивно перемещается из области низкой концентрации растворенного вещества в область его более высокой концентрации. В данном случае растворителем является вода, которая должна постоянно проникать в клетку простейшего, чтобы разбавить относительно высокое содержание солей в цитоплазме. Однако чрезмерное обводнение клетки неминуемо повлечет за собой ее гибель. Чтобы этого не случилось, сократительные вакуоли время от времени пульсируют, выбрасывая из клетки поступившую в нее излишнюю воду (*систола* сократительной вакуоли). Продолжительность паузы между двумя сокращениями пропорциональна концентрации солей в окружающей клетку жидкости – чем она ниже, тем чаще сокращаются вакуоли, и наоборот. Соответственно морские и паразитические простейшие не нуждаются в сократительных вакуолях, поскольку содержание солей вокруг них такое же, как и в цитоплазме. Поэтому такие органеллы имеют только пресноводные простейшие.

Подавляющее большинство простейших обладают способностью активно двигаться. Формы, не обладающие жесткой оболочкой клетки, или *пелликулой*, используют для этой цели временные выросты тела – *ложные ножки*, или *псевдоподии* (*греч.* pseudos – ложь, podos – нога) (например, амебы). Если же оболочка имеется и форма тела постоянна, то образовывать псевдоподии клетка не может, и простейшее перемещается в пространстве посредством жгутиков или ресничек (например, жгутиконосцы и инфузории). Наличие органоидов движения обеспечивает клетке не только подвижность, но и позволяет ей захватывать пищу. Псевдоподии обволакивают со всех сторон пищевые частицы, и они в составе *пищеварительной вакуоли* попадают в цитоплазму. Реснички (часто специализированные) направляют пищу в клеточный рот (*цитостом* – *греч.* kytos – сосуд, клетка, stoma, stomatos – рот), а винтообразное движение жгутика создает у его основания разреженное пространство и в образовавшийся мини-водоворот

(зачастую очень прочно), но эти «корнеподобные» структуры отнюдь не являются корнями, а служат лишь для удержания водоросли на субстрате и противодействуют течению воды или волнам. В случае если часть таллома все-таки отрывается (к примеру, во время шторма), ризоиды, как правило, повторно не образуются, а оторвавшаяся часть водоросли будет плавать на поверхности или в толще воды, не очень при этом страдая. Часто плавающие фрагменты растений образуют весьма значительные массивы, мигрирующие по воле течений.

Морфологическое разнообразие водорослей огромно: от чрезвычайно простых одноклеточных до сложнорасчлененных, нередко визуально очень похожих на высшие растения со структурами, внешне напоминающими стебли, листья и даже плоды. Неодинаковы и размеры – от гигантского макроцистиса, достигающего в длину 60 м (рис. 1), до микроскопической хлореллы (рис. 2). Выделяют несколько основных групп водорослей, различающихся степенью сложности морфологической организации.

1. **Амебоидная структура** (*греч.* amoibe – изменение) присуща некоторым представителям золотистых (рис. 3), желто-зеленых и пирофитовых водорослей. Такие одноклеточные организмы не имеют жесткой оболочки и поэтому не способны сохранять постоянную форму тела. Их клетки способны образовывать отростки – псевдоподии, часто значительной длины. Отдельные организмы могут находиться изолированно от других, но иногда отростки сливаются или же объединяются сразу несколько клеток.

2. **Монадная структура** (*греч.* monas, monados – единица, неделимое) характерна для одноклеточных водорослей, имеющих жесткую оболочку или уплотненный поверхностный слой цитоплазмы и постоянную форму тела. Для перемещения тела в пространстве такие водоросли используют различное количество жгутиков. Некоторые виды вторично утрачивают жгутики, но при этом оболочка становится менее жесткой и позволяет клетке изменять свою форму, способствуя передвижению в воде. Некоторые представители имеют внутриклеточную структуру, способную реагировать на свет, –

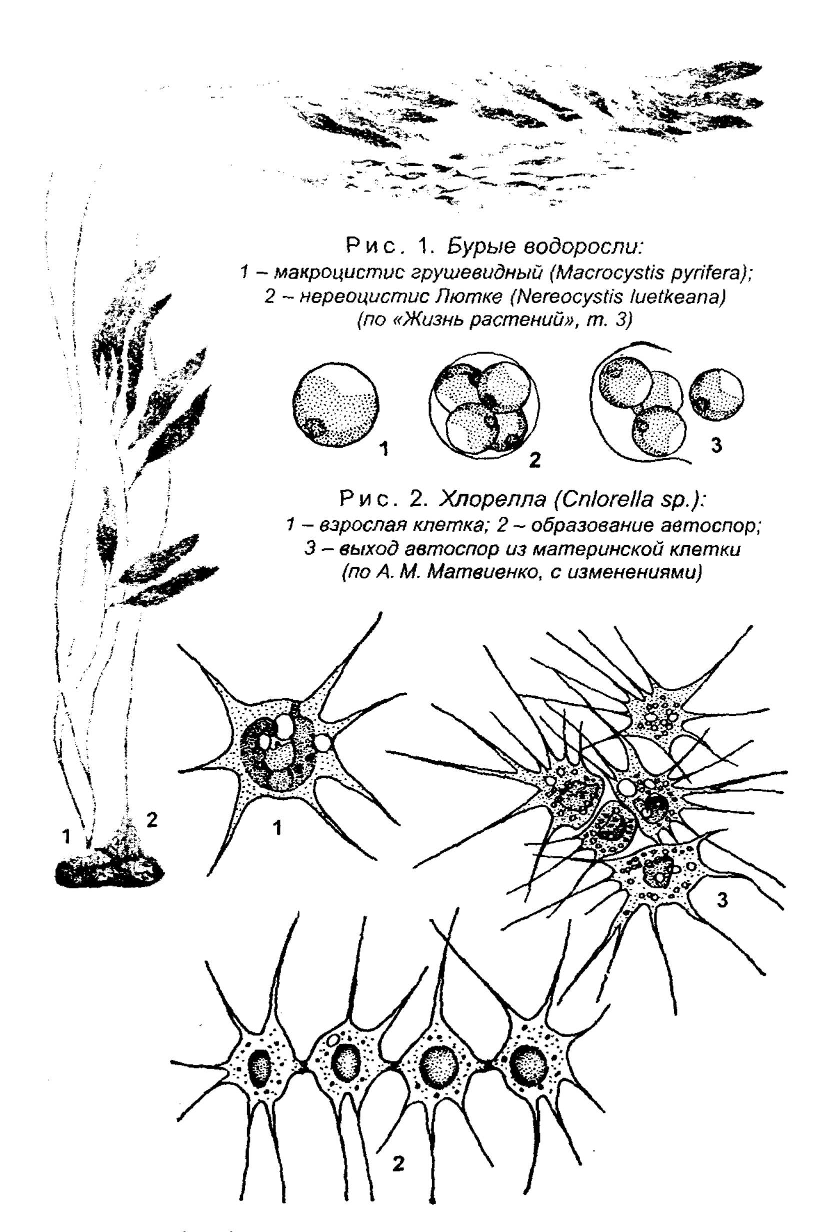


Рис. 1. *Бурые водоросли:*
1 – макроцистис грушевидный (Macrocystis pyrifera); 2 – нереоцистис Лютке (Nereocystis luetkeana) (по «Жизнь растений», т. 3)

Рис. 2. *Хлорелла (Cnlorella sp.):*
1 – взрослая клетка; 2 – образование автоспор; 3 – выход автоспор из материнской клетки (по А. М. Матвиенко, с изменениями)

Рис. 3. *Амебоидная структура у золотистых водорослей:*
1 – одиночные клетки Chrysamoeba; 2 – рядовое объединение клеток Chrysidiastrum; 3 – групповое объединение клеток Rhizochrysis (по М. М. Голлербаху)

его метаболизм затормаживается или сильно замедляется, что позволяет экономно расходовать питательные вещества. Когда условия среды становятся благоприятными, из цисты выходит нормальный подвижный микроорганизм, который называется *трофозоитом* (*греч.* trophe – питание, zoon – животное, eidos – вид), или *вегетативной* формой. Таким образом, *можно выделить две основные жизненные формы простейших (точнее, большинства из них) – активный трофозоит с органоидами движения и неподвижная циста.*

Все это позволяет простейшим благополучно выживать, причем нередко в чрезвычайно агрессивных условиях. Если сравнивать их с отдельными клетками многоклеточного организма, то в плане выполнения конкретной функции простейшее будет уступать специализированной клетке макроорганизма – мионемы не могут так же эффективно двигаться, как мышечные клетки, синтез веществ будет осуществляться медленнее, чем у железистых клеток и т. д. Однако ни одна клетка многоклеточного организма не способна выжить, будучи отделенной от других – эффективно выполняя свою главную функцию, она полностью зависит от других клеток. Тогда как клетка простейшего представляет собой самостоятельный организм, способный выживать в условиях занимаемой экологической ниши, будь то грязная лужа или океан. В этом плане их можно сравнить с социальным укладом натурального хозяйства, когда человек сам изготавливает для себя пусть примитивные, но вполне функциональные предметы и сам добывает себе еду. В то же время более цивилизованные жители города, демонстрируя профессиональное совершенство, в удовлетворении своих потребностей целиком зависят от результата труда людей других профессий.

Простейшие обитают практически везде, где есть вода (напоминаем, что вне водной среды длительное время не может существовать ни одна клетка вообще), – в пресных и соленых водоемах, во влажной почве и других субстратах, в термальных источниках и даже

на снегу. Значительная часть простейших (около 3500 видов) является паразитами растений и животных, описаны даже случаи сверхпаразитизма, когда в теле одноклеточного паразита находится другой (его собственный) паразит. Не стал исключением и человек – в его организме могут благополучно развиваться 25 видов одноклеточных микроорганизмов, многие из которых являются возбудителями тяжелых заболеваний (малярия, «сонная болезнь», дизентерия, ряд венерических заболеваний и др.), а другие являются безвредными сапрофитами, поэтому они являются вездесущими.

В отношении систематики простейших существуют определенные противоречия. Нередко всех их относят к одному типу, выделяя в его пределах классы. Однако масштаб специфических черт выходит за пределы классового разделения и требует объединения в более крупные таксоны. Поэтому здесь мы будем исходить из того, что одноклеточные животные микроорганизмы составляют подцарство многоклеточные и в его пределах рассмотрим типы: 1) саркомастигофоры; 2) споровики; 3) книдоспоридии; 4) микроспоридии и 5) ресничные, или инфузории. Общая численность простейших по разным оценкам (в основном из-за систематических разногласий) колеблется от 10 000 до 50 000 и даже более. Само обиходное название этих животных – микроорганизмы – указывает на их микроскопические размеры. Действительно, подавляющее большинство их находится в пределах 3 – 150 мкм, однако некоторые раковинные саркодовые достигают 2 – 3 см в диаметре, а размеры некоторых многоядерных плазмодиев даже могут быть еще более значительными.

ТИП САРКОМАСТИГОФОРЫ (SARCOMASTIGOPHORA)

Этот тип составляют простейшие, которые перемещаются с помощью псевдоподий (саркодовые) или жгутиков (жгутиконосцы). Поскольку имеются своего рода

переходные формы, способные образовывать ложные псевдоподии, и при этом они имеют жгутики, эти группы объединяют в один тип с двумя классами: **саркодовые и жгутиконосцы**.

Класс Саркодовые (Sarcodina)

Главной особенностью саркодовых (*греч.* sarcodes – состоящий из мяса) является движение посредством псевдоподий. Большинство представителей этого класса – морские обитатели (около 80%), остальные живут в пресных водоемах, во влажной почве или ведут паразитический образ жизни. Выделяют три подкласса: корненожки (Rhizopoda), лучевики (Radiolaria) и солнечники (Heliozoa). Все они имеют относительно простое (даже среди простейших) строение. Подавляющее их большинство ведет одиночный образ жизни, однако известны и колониальные формы, например, некоторые лучевики образуют колонии чаще всего округлой формы (рис. 1).

Корненожки (Rhizopoda) являются самыми примитивными простейшими. Цитоплазма корненожек не дифференцирована, чаще всего они имеют одно ядро, но есть и многоядерные формы. Содержит все присущие животной эукариотической клетке органоиды. Размеры клеток колеблются от 10 мкм до 3 мм. Наиболее известным представителем подкласса является обыкновенная амеба протей (Amoeba proteus), которая обитает в любом пресном водоеме и достигает внушительных

Рис. 1. *Колониальная радиолярия (Collozoum):*
1 – внекапсулярное вещество;
2 – жировые капли в центральных капсулах;
3 – 4 – зоохлореллы (симбиотические водоросли); 5 – вакуоли внекапсулярной цитоплазмы (по Геккелю)

размеров (около 0,5 мм). Перемещается с помощью псевдоподий, которые временно образуются в результате перетекания цитоплазмы из одного участка клетки в другой. Скорость передвижения таким путем невелика (около 200 мкм/мин). Если амеба при этом натыкается на пищевые частицы (мелкие простейшие, бактерии, одноклеточные водоросли, мелкие органические фрагменты органики), она обтекает их и фагоцитирует (рис. 2). Образовавшаяся пищевая вакуоль сливается с первичными лизосомами, и полученные экзогенные органические частицы расщепляются. Расщепленные вещества поступают в цитозоль, а непереваренные остатки выбрасываются наружу посредством экзоцитоза. В отличие от высокоорганизованных простейших, у амебы нет постоянного места для удаления отходов (порошицы), и экзоцитоз осуществляется через любой участок плазматической мембраны. Как и все пресноводные микроорганизмы, амеба имеет сократительную вакуоль (примитивного строения), посредством которой удаляется излишняя вода. Размножается амеба только бесполым путем (рис. 3).

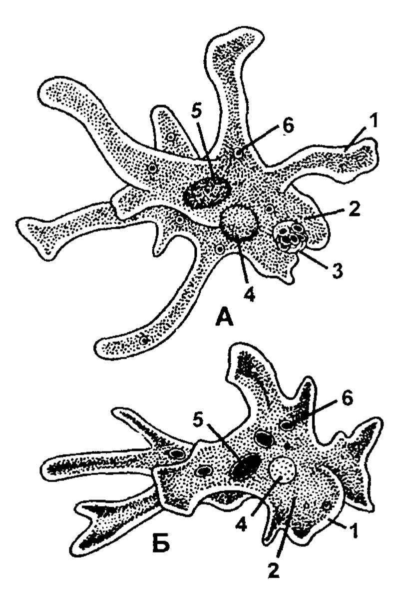


Рис. 2. *Амеба (Amoeba proteus): А – захватывающая пищу; Б – ползущая (×200); 1 – эктоплазма; 2 – эндоплазма; 3 – заглатываемые пищевые частицы; 4 – сократительная вакуоль; 5 – ядро; 6 – пищеварительные вакуоли (по Дофлейну)*

Среди саркодовых паразитов человека наиболее известна *дизентерийная амеба* (*Entamoeba hystolitica*), возбудитель амебной дизентерии (амебиаза). Эти микроорганизмы попадают в организм человека в виде цист,

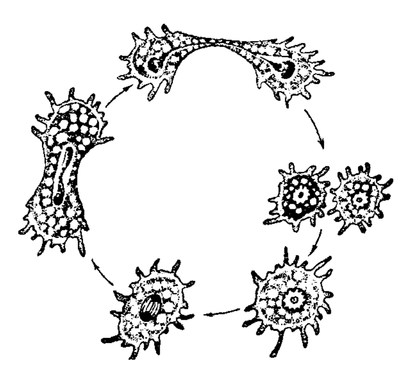


Рис. 3. *Последовательные фазы размножения амебы делением*

которые он заглатывает при несоблюдении правил гигиены (немытые руки, овощи, фрукты, сырая вода). Первоначально дизентерийная амеба живет в просвете толстой кишки и питается обитающими там бактериями. Такую форму амебы называют *мелкой вегетативной*, или *формой минута* (forma minuta), ее поперечные размеры составляют 12 – 30 мкм.

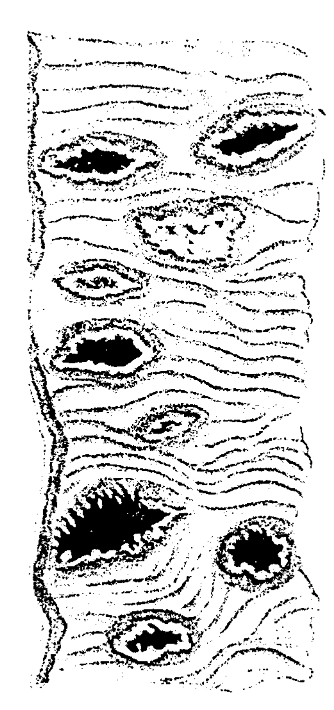


Рис. 4. *Язвы в стенке толстой кишки при амебиазе*

Если защитные силы организма ослабляются, то форма минута превращается в патогенную, или *тканевую форму магна* (*forma magna*). Ее размеры значительно крупней (до 50 мкм), поэтому ее также называют *крупной вегетативной формой*. Форма магна вырабатывает протеолитические ферменты, разрушающие кишечный эпителий и стенки кровеносных сосудов, вызывая образование язв (рис. 4) и кровотечение (кровавый понос, один из симптомов этого заболевания). Сами амебы при этом питаются не кишечной микрофлорой, а эритроцитами. Без лечения может наступить смерть, но если больной лечится, то развитие патогенного микроорганизма идет в противоположном направлении – тканевая форма превращается в мелкую вегетативную, а та,

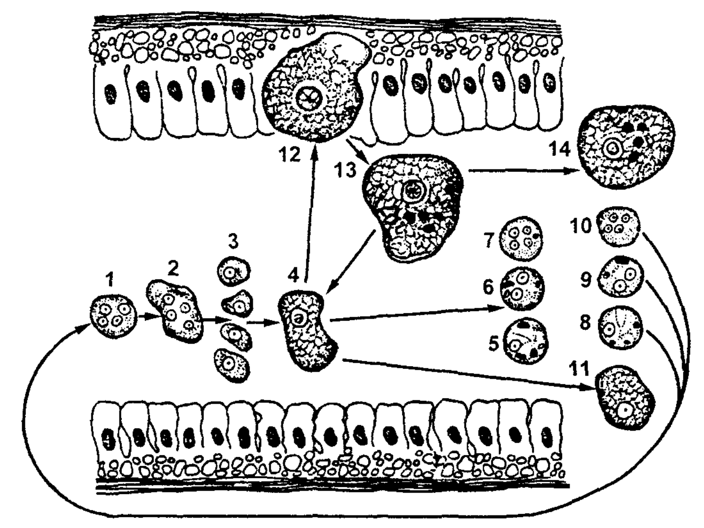


Рис. 5. *Схема жизненного цикла дизентерийной амебы (Entamoeba histolytica):*

1 – 2 – циста, попавшая в пищеварительный канал; 3 – метацистические амебы, образующиеся при эксцистировании (т. е. выходе из цисты); 4 – мелкая вегетативная форма (forma minuta), являющаяся основным звеном в жизненном цикле амебы; 5 – 10 – цисты, выделяющиеся с фекалиями во внешнюю среду, которые вновь могут попасть в организм хозяина; 11 – вегетативная форма, встречающаяся в кровянисто-слизистых выделениях больного (во внешней среде гибнет); 12 – крупная вегетативная форма (forma magna), проникающая в ткани слизистой оболочки кишок; 13 – 14 – крупная вегетативная форма, выпадающая в просвет кишок (при выведении во внешнюю среду гибнет) (по А. А. Слюсареву и соавт.)

в свою очередь, инцистируется (рис. 5). Огромное количество цист (до 300 млн. в сутки) выводится с фекалиями и оказывается в окружающей среде, заражая ее. Цисты могут выделять и незаболевшие носители микроорганизма. При диагностике следует различать цисты дизентерийной и кишечной (Entamoeba coli) амеб. Это легко сделать, пересчитав ядра: у дезинтерийной амебы их четыре, а у кишечной – восемь (рис. 6). Кишечная амеба не причиняет вреда человеку, так же как и ротовая амеба (Entamoeba gingivalis).

Кроме амеб, корненожками также являются отряды раковинных амеб (Testacea) и фораминифер (Foraminifera). *Раковинные амебы*, как это следует из названия,

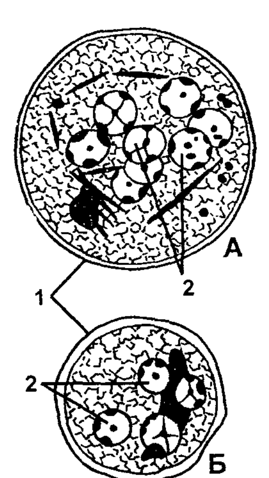
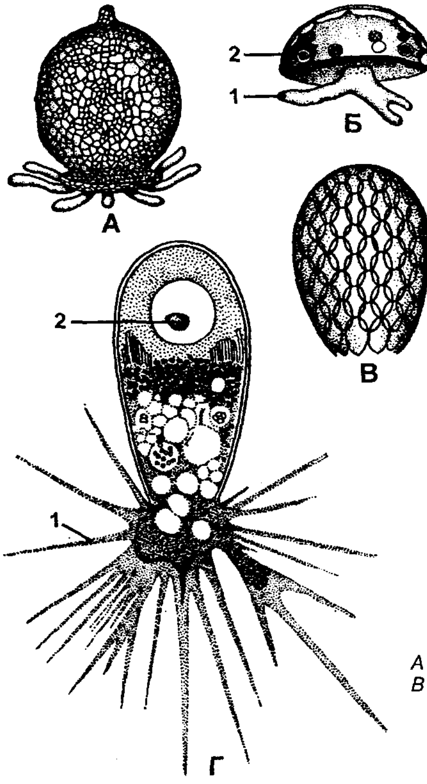


Рис. 6. *Цисты амеб:*
А – кишечной (Entamoeba coli); Б – дизентерийной (Entamoeba histolitica); 1 – оболочка амебы; 2 – ядра (по Кофоиду)

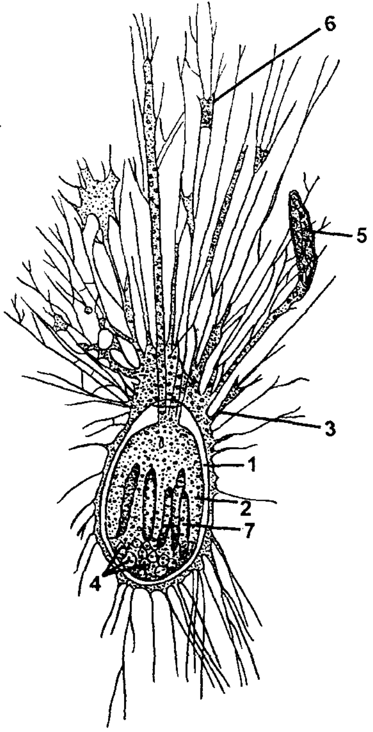
образуют защитные раковины (рис. 7). Основу их составляют органические вещества, но к ним также могут прилипать песчинки и другие чужеродные частицы, что, несомненно, упрочняет конструкцию раковины. В раковине обязательно присутствует отверстие – устье, через которое высовываются псевдоподии. Эти микроорганизмы живут в пресных водоемах.



Раковина *фораминифер* гораздо более сложна и часто состоит из нескольких камер. Псевдоподии выходят не только через устье, но и через многочисленные отверстия, которыми пронизана стенка раковины и из-за которых эти простейшие получили свое название (*лат.* foramen – отверстие и fero – несу). Они могут сливаться, в результате раковина снаружи покрыта слоем

Рис. 7. *Разные виды раковинных корненожек:*
А – Difflugia sp.; Б – Arcella vulgaris; В – Euglypha alveolata – раковинка; Г – Euglypha alveolata – живая корненожка с псевдоподиями; 1 – псевдоподии; 2 – ядро (по В. А. Догелю)

Рис. 8. *Однокамерная примитивная фораминифера (Gromia oviformis):*
1 – хитиноидная раковина;
2 – цитоплазма внутри раковины;
3 – цитоплазма, обтекающая раковину снаружи; 4 – ядра; 5 – захваченная ризоподиями диатомовая водоросль;
6 – анастомозы между ризоподиями;
7 – перевариваемые диатомовые водоросли внутри раковины
(по Ф. Шульце)



цитоплазмы (рис. 8). У фораминифер уже имеется половой процесс, в связи с чем жизненный цикл заметно усложняется – в нем выделяют половое и бесполое поколение (каждое из которых образует раковину). Эти микроорганизмы обитают в морях и очень многочисленные. Опадающие на дно пустые известковые раковины со временем сформировали мощные залежи известняка, которые активно использует человек в своей хозяйственной деятельности. Поэтому фораминиферы приводят к значительным геологическим преобразованиям.

Класс Жгутиконосцы (Mastigophora), или Жгутиковые (Flagellata)

У большинства представителей этого класса сохраняется постоянная форма тела. Для этого у одних форм образуется жесткая оболочка клетки (чаще всего она состоит из хитиноподобного вещества или из целлюлозы), у других поверхностный слой эктоплазмы уплотняется, образуя пелликулу. Она достаточно эластична, но не настолько, чтобы могли образовываться псевдоподии. Поэтому для передвижения и захвата пищи у жгутиковых

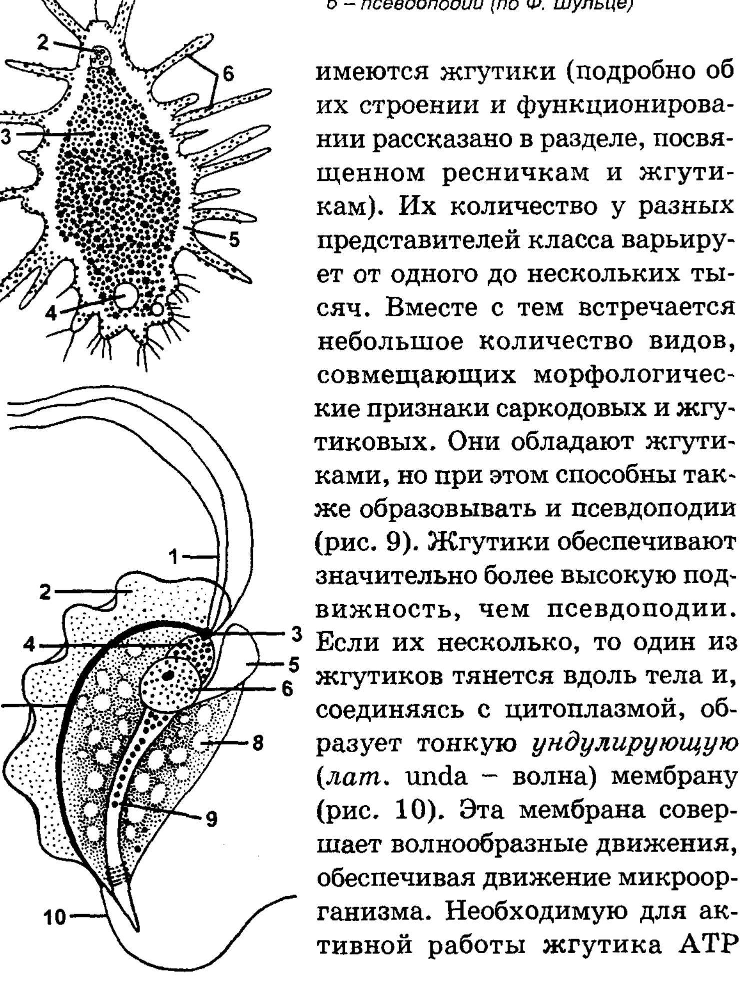


Рис. 9. *Жгутиконосец (Mastigamoeba aspera):*
1 – жгутик; 2 – ядро; 3 – эндоплазма; 4 – сократительная вакуоль; 5 – эктоплазма; 6 – псевдоподии (по Ф. Шульце)

имеются жгутики (подробно об их строении и функционировании рассказано в разделе, посвященном ресничкам и жгутикам). Их количество у разных представителей класса варьирует от одного до нескольких тысяч. Вместе с тем встречается небольшое количество видов, совмещающих морфологические признаки саркодовых и жгутиковых. Они обладают жгутиками, но при этом способны также образовывать и псевдоподии (рис. 9). Жгутики обеспечивают значительно более высокую подвижность, чем псевдоподии. Если их несколько, то один из жгутиков тянется вдоль тела и, соединяясь с цитоплазмой, образует тонкую *ундулирующую* (*лат.* unda – волна) мембрану (рис. 10). Эта мембрана совершает волнообразные движения, обеспечивая движение микроорганизма. Необходимую для активной работы жгутика АТР

Рис. 10. *Схема строения трихономы (Trichomonas angusta):*
1 – передние жгутики; 2 – ундулирующая мембрана; 3 – базальные зерна жгутиков; 4 – парабазальное тело; 5 – цитостом (клеточный рот); 6 – ядро; 7 – опорная фибрилла, проходящая по краю тела у основания ундулирующей мембраны; 8 – вакуоли в цитоплазме; 9 – аксостиль; 10 – задний жгутик – продолжение жгутика ундулирующей мембраны (по Кофоиду и Свизи)

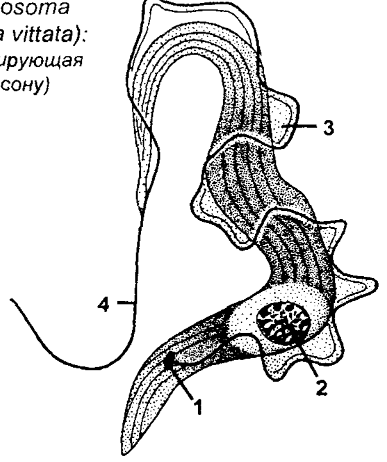


Рис. 11. *Трипаносома (Trypanosoma vittatae) из крови черепахи (Emyda vittata): 1 – кинетопласт; 2 – ядро; 3 – ундулирующая мембрана; 4 – жгутик (по Робертсону)*

синтезируют расположенные рядом митохондрии. У представителей отряда кинетопластидных (Kinetoplastida) неподалеку от базального тельца располагается крупная митохондрия, богатая ДНК, получившая название *кинетопласта* (рис. 11). Жгутиконосцы обычно содержат одно ядро, но встречаются и двуядерные (например, лямблии) и многоядерные (многие опалины), у которых количество ядер может превышать 100.

По типу питания жгутиковые могут быть гетеротрофами или миксотрофами. Последние содержат хлоропласты и совмещают фотосинтез с потреблением готовых органических веществ. Иногда выделяют еще автотрофов, живущих исключительно за счет фотосинтеза, однако систематическое положение таких микроорганизмов среди животных многим кажется сомнительным. Гетеротрофное питание может осуществляться двумя способами: поглощением жидкости или твердых частиц. Растворенные вещества поступают в цитоплазму через всю поверхность тела микроорганизма. Такой способ получил название *сапрофитного* (*греч.* sapros – гнилой, phyton – растение) питания.

Поступление твердых частиц обычно осуществляется через фиксированные участки тела, где находится *клеточный рот* (*цитостом*) или участок *липкой цитоплазмы*. Обычно они располагаются у основания жгутика, винтообразное движение которого привлекает в эту область взвешенные частицы. Клеточный рот представляет собой углубление на поверхности клетки.

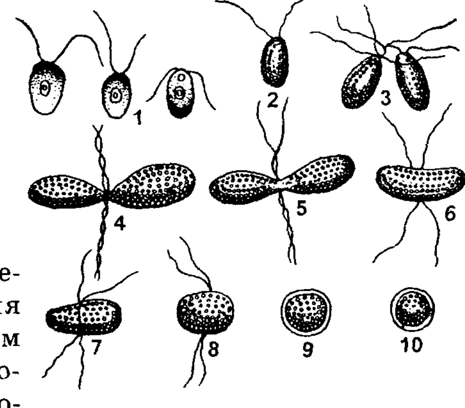
Он ведет в узкий канал – *клеточную глотку* (*цитофарингс – греч.* kytos – сосуд, клетка, pharynx, pharyngos – зев), заканчивающийся в эндоплазме, где от него по мере поступления пищи отшнуровываются пищевые вакуоли. Если цитостома нет, то у основания жгутика на определенном участке может отсутствовать пелликула. Этот участок называется липкой цитоплазмой, поскольку там фагоцитируются твердые частицы. Потребление микроорганизмом твердой пищи получило название *анимального* (*лат.* animal – животное) питания.

Выделение излишней воды (осморегуляция), как и у всех других простейших, осуществляется при помощи сократительных вакуолей, которые имеют более сложное, чем у саркодовых, строение. Напомним, что сократительные вакуоли имеются главным образом у свободноживущих пресноводных простейших, а морским или паразитическим формам они не нужны из-за примерно одинаковой концентрации солей внутри клетки и в окружающей ее жидкости.

Размножение жгутиковых происходит половым и бесполым способами. *Бесполое размножение* сопровождается делением ядра митозом, после чего разделяется вся клетка. Жгутик при этом может отделяться (тогда обе дочерние особи формируют его заново) или отходит одной из клеток, в этом случае отстраивать его приходится только одной молодой клетке. Бесполое размножение также возможно в состоянии цисты. При этом чаще всего происходит несколько митотических делений по типу дробления, т.е. без промежуточного роста делящихся клеток. В результате образуются мелкие клетки.

Половой процесс известен лишь у небольшого числа жгутиковых. В основном, это фотосинтезирующие колониальные формы, но встречаются и одиночные. При этом у одиночных микроорганизмов и малочисленных колоний половое размножение осуществляется в виде изогамии, т.е. сливаются (копулируют) одинаковые гаметы. Так дело обстоит у одиночного жгутиконосца политомы (Politoma uvella) (рис. 12) и колониальной восьмиклеточной стефаносферы (Stephanosphaera). У более

Рис. 12. *Жгутиконосец (Polytoma uvella), половой процесс: 1 – вегетативные особи; 2 – гаметы; 3 – 8 – последовательные стадии копуляции гамет; 9, 10 – зигота (по В. А. Догелю)*



крупных колоний имеет место анизогамия или оогамия, причем у вольвокса, обладающего наиболее высокоорганизованной колонией, лишь отдельные клетки способны превращаться в гаметы (рис. 13), тогда как у менее сложных колоний (например, у 16-клеточной пандорины или у 32-клеточной эудорины) все клетки способны стать половыми (рис. 14, 15). В результате копуляции гамет образуется диплоидная зигота. У всех жгутиковых, размножающихся половым путем, имеет место *зиготическая редукция* числа хромосом, т.е. при которой два первых деления зиготы представляют собой мейоз. Следовательно, диплоидный набор хромосом у этих микроорганизмов имеет только зигота, а все остальное время набор хромосом у микроорганизма остается гаплоидным.

Как мы уже говорили, жгутиконосцы морфологически бывают одиночными (свободноживущими и паразитическими) и колониальными. Колонии объединяют клетки одинакового строения, имеющие общее происхождение. Увеличение колонии происходит за счет митотического деления образующих ее клеток. Если деление

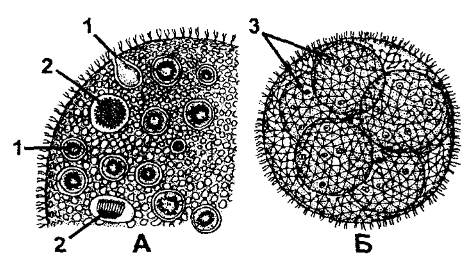


Рис. 13. *Вольвокс – участок колонии с половыми клетками: 1 – макрогамета; 2 – микрогаметы; 3 – дочерние колонии (по Кону)*

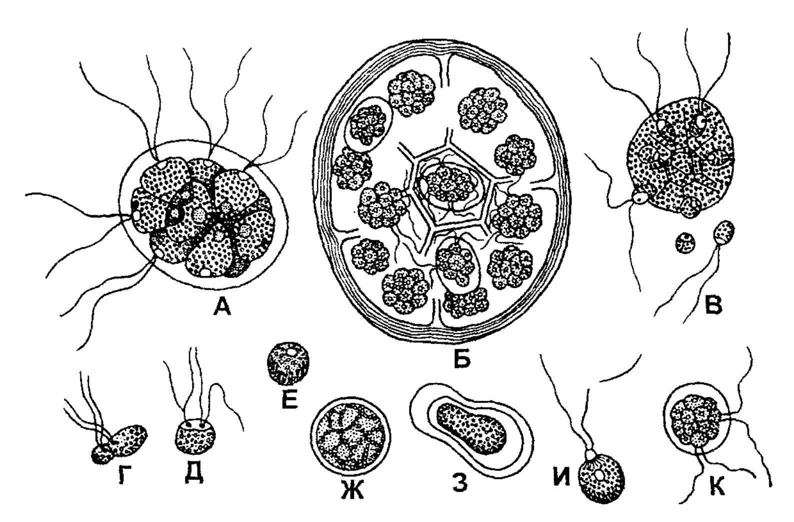


Рис. 14. *Пандорина (Pandorina morum), бесполое размножение и половой процесс:*
А – плавающая колония; Б – бесполое размножение, каждая клетка колонии путем ряда палинтомических делений дает начало новой колонии; В – образование гамет, покидающих колонию; Г – Д – копуляция гамет; Е – молодая зигота; Ж – зигота; З – выход зиготы из клеточной оболочки; И – плавающая зооспора – результат развития зиготы; К – развившаяся из зиготы молодая колония (по Прингсгейму)

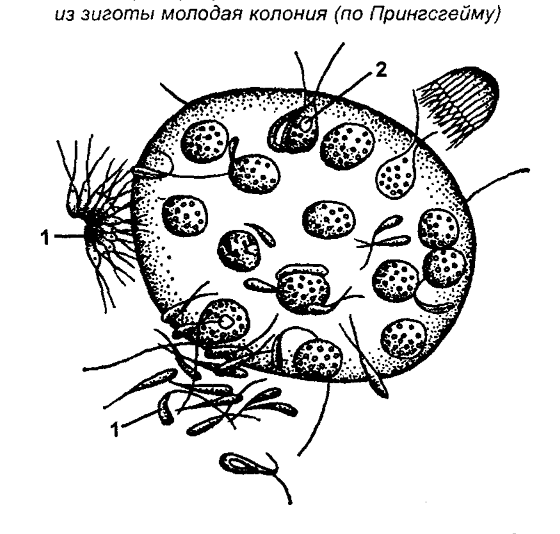


Рис. 15. *Эудорина (Eudorina elegans) (×400):*
1 – микрогаметы; 2 – макрогамета, копулирующая с микрогаметой (по Дофлейну)

Рис. 16. *Колониальный жгутиконосец динобрион (Dinobryon sertularia); отдельные особи помещаются внутри прозрачных домиков, в каждой особи два лентовидных хроматофора (по Зенну)*

у всех клеток синхронное и процесс не сопровождается их ростом в промежутках между делениями (как это происходит при дроблении зиготы у многоклеточных), то это называется *палинтомическим делением*, или *палинтомией* (*греч.* palin – сызнова, опять, назад, tome – сечение). Постепенный рост колонии за счет асинхронного деления ее клеток называется *монотомией* (*греч.* monos – один, tome – сечение). Деление клеток колонии не сопровождается полным их разделением и между соседними клетками сохраняются цитоплазматические мостики. Соответственно этому колонии подразделяют на *палинтомические* (пандорина, эудорина, вольвокс и др.) и *монотомические* (урогленопсис, синкрипта и др.). Чаще всего колония представляет собой шар, что очень удобно для коммуникации между клетками. Однако, наряду с этим, встречаются и колонии иного строения, например древовидный динобрион (рис. 16).

В зависимости от типа питания жгутиконосцы делятся на растительные и животные.

Подкласс Растительные жгутиконосцы (Phytomastigina)

Сюда относят одиночных и колониальных жгутиконосцев, содержащих хлоропласты и способных за счет реакций фотосинтеза самостоятельно обеспечивать себя органическими соединениями. При отсутствии света они

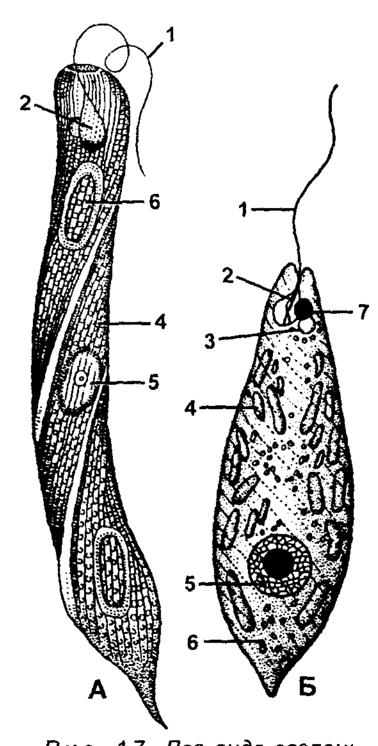


Рис. 17. *Два вида эвглен: А – Euglena oxyuris и Б – Euglena viridis; 1 – жгутик; 2 – резервуар сократительной вакуоли; 3 – сократительная вакуоль; 4 – несущие хлорофилл хроматофоры; 5 – ядро; 6 – парамиловые зерна; 7 – глазок (по Дофлейну)*

способны поглощать экзогенную органику. Растительные жгутиконосцы обитают в соленой и пресной воде, в крупных водоемах входят в состав планктона. Естественно, среди них отсутствуют паразитические формы. Интересной особенностью многих представителей этого подкласса (эвглены, динофлагелляты) является наличие *светочувствительного глазка* (*стигмы*), содержащего красный пигмент, иногда в него вдается своеобразная линза из крахмального зерна. У некоторых динофлагеллят эта структура может достигать значительных размеров – до 25 мкм. Наиболее известным представителем растительных жгутиконосцев является эвглена (рис. 17), а также описанные выше колониальные формы.

Подкласс Животные жгутиконосцы (Zoomastigina)

Этот подкласс объединяет исключительно гетеротрофных жгутиковых. Различные представители подкласса ведут одиночный или колониальный образ жизни. Многие животные жгутиконосцы являются паразитами, в том числе и человека, вызывая ряд тяжелых заболеваний. По этой причине данный подкласс с медицинской точки зрения вызывает особый интерес.

Наибольшее количество паразитов человека входит в отряды кинетопластидных и многожгутиковых.

Отряд Кинетопластидные (Kinetoplastida) отличает присутствие у его представителей особой органеллы, расположенной вблизи базального тельца жгутика – кинетопласта. На самом деле он представляет собой крупную митохондрию с высоким содержанием ДНК.

Африканские трипаносомы (род Tripanosoma) являются возбудителями тяжелейшей *сонной болезни*. В зависимости от географического региона различают восточно-африканскую родезийскую (Tripanosoma brusei rhodesiense) и западно-африканскую гамбийскую (Tripanosoma brusei gambiense) трипаносомы (*греч.* trypanon – бурав, soma – тело). Переносчиком паразита являются кровососущие мухи цеце из рода глоссина (Glossina morsitans, Gl. palpalis и Gl. tachinoides), а природным резервуаром – дикие копытные, в последнее время – домашние животные и прежде всего человек.

Для паразита характерен сложный цикл развития. Первая стадия проходит в пищеварительной системе мухи цеце, а вторая в крупном позвоночном животном или человеке. Со слюной мухи-переносчика при укусе патогенный микроорганизм попадает в кровь и лимфу человека, после чего поражается мозг. Симптомы вначале проявляются в виде слабой лихорадки, но затем появляется мышечная слабость, утомляемость, сонливость. Развивается глубокое истощение организма, сонливость сменяют продолжительные периоды коматозного состояния, в течение которых тело больного нередко охватывают судороги. Западноафриканский вариант сонной болезни может развиваться годами (до 10 лет) и без лечения обычно приводит к летальному исходу (рис. 18), хотя известны отдельные случаи спонтанного выздоровления. Восточноафриканский трипаносомоз развивается гораздо быстрее и заканчивается смертью уже на шестом месяце заболевания.

Болезнь, к сожалению, до сих пор распространена в странах тропической Африки (гамбийскими трипаносомами ежегодно заражаются около 10 000 людей,

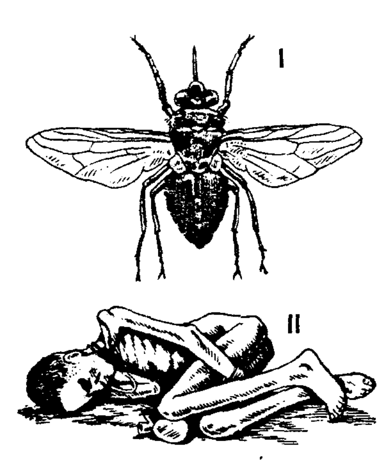


Рис. 18. *Муха цеце (Glossina palpalis) (I), больной сонной болезнью на последних стадиях заболевания (II) (по В. А. Догелю, с изменениями)*

а родезийскими – 1500). Вакцины малоэффективны или неэффективны вовсе, поскольку паразит в ходе развития в организме человека изменяет свои антигенные свойства после каждого размножения. Однако в настоящее время найдены относительно эффективные медикаментозные средства, позволившие в значительной мере понизить смертность.

В Южной и Северной Америке встречается американский трипаносомоз, называемый болезнью Чагаса. Возбудитель (T. cruzi) поражает сначала макрофаги, а затем поперечнополосатую мышечную ткань (в том числе и кардиомиоциты) или нейроглии мозга, где теряет жгутики и размножается. Описаны случаи обнаружения паразита в селезенке и печени человека. Течение болезни сопровождается слабостью и высокой температурой, у детей она часто заканчивается смертью. Переносчиками являются триатомовые клопы, которых еще называют «поцелуйными клопами» за их склонность пить кровь, прокусывая кожу губ. В кишечнике клопа трипаносомы размножаются и становятся инвазионными (способными инфицировать человека). Испражняясь на коже, клопы оставляют в фекалиях многочисленных паразитов, которые через мелкие повреждения кожи проникают в кровь и разносятся по организму человека.

Кроме человека, некоторые трипаносомы могут вызывать заболевания у верблюдов и рогатого скота (T. evansi, T. bruceu). Эти паразиты попадают в организм животных через мух-кровососов. А вот заражение лошадей трипаносомами (T. equiperdum) происходит половым путем, вследствие чего заболевание получило название «случной болезни».

Среди патогенных для человека кинетопластидных важная роль принадлежит лейшманиям (Leishmania), получившим родовое название в честь английского врача **У. Лейшмана**, который одним из первых описал этих паразитов. Они имеют сложные циклы развития и переносятся кровососущими насекомыми (москитами). Лейшмании являются внутриклеточными паразитами, поражающими систему мононуклеарных фагоцитов. Внутри клеток (прежде всего, моноцитов крови и тканевых макрофагов) паразит находится в амастиготном состоянии (т.е. без жгутиков), но в организме москита или на питательной среде у него образуются жгутики (рис. 19). В зависимости от локализации лейшманиозы человека бывают двух типов – дерматотропные (поражающие кожу) и висцеротропные (поражающие внутренние органы).

Дерматотропный (или *кожный*) *лейшманиоз* (возбудитель L. tropica) распространен в странах Европы, Азии и Америки с субтропическим климатом. Болезнь еще называют восточной или пендинской язвой (пендинкой), или болезнью Боровского (по имени отечественного врача **П. Ф. Боровского**, первым описавшего лейшмании (1898). Язва развивается на месте укуса москита, обычно на открытых частях тела, после инкубационного периода. Этот период может составлять от одной недели (при лейшманиозе сельского типа) до восьми

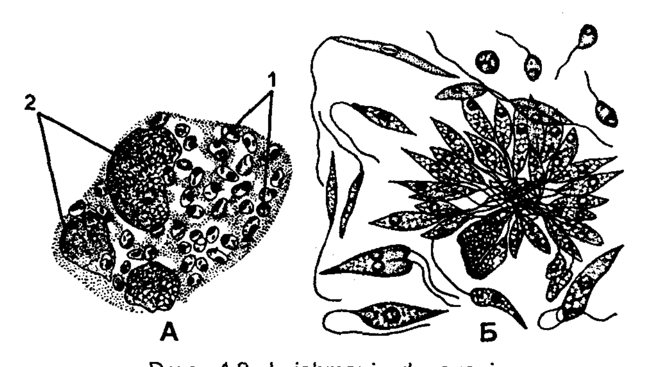


Рис. 19. *Leishmania donovani*:
А – паразиты в клетке хозяина: 1 – лейшмании, 2 – ядро клетки хозяина (по Манеру); Б – жгутиковые формы лейшманий в культуре (по Веньону)



Рис. 20. *Язвы, вызываемые Leishmania tropica (кожный лейшманиоз, или пендинская язва) (по В. А. Догелю)*

месяцев (городского типа), при этом отсутствуют какие-либо симптомы. Затем появляется небольшой узелок, который растет и изъязвляется (рис. 20). Язва может сохраняться до двух лет, после чего заживает, оставив на своем месте рубец соответствующего размера.

Бразильский слизисто-кожный лейшманиоз (возбудитель – L.brasiliensis) поражает слизистые оболочки носоглотки, гортани, мягкого нёба и половых органов, куда возбудитель поступает с кровотоком. К этому возбудителю организм вырабатывает надежный иммунитет, поэтому повторное заболевание не происходит.

Висцеротропный (или *висцеральный*) *лейшманиоз* (возбудитель – L. donovani) развивается во внутренних органах (селезенке, печени, костном мозге), поэтому протекает более тяжело. Инкубационный период от 10 дней до года. Болезнь сопровождается общей слабостью, повышается температура тела, увеличиваются печень и селезенка, развивается малокровие и истощение организма. Кожа приобретает восковой или темный цвет, из-за чего это заболевание в Средней Азии еще называется «кала-азар» – черная болезнь. При отсутствии лечения может наступить смерть.

Отряд Многожгутиковые (Polimastigina) составляют исключительно паразитические микроорганизмы, все они обладают несколькими жгутиками. Паразитами человека являются трихомонады (Trichomonas) и лямблии (Lamblia). Распространенный повсеместно *влагалищный трихомоноз* вызывает влагалищная трихомонада (T. vaginalis) (рис. 21). Паразит вызывает воспаление женских и мужских половых органов. Также

известна кишечная трихомонада (T. hominis), которая обитает в толстой кишке и питается бактериями. Поскольку патогенное воздействие этого простейшего на организм человека до сих пор не выявлено, нет оснований считать его паразитом. Зато совершенно очевидным паразитом является *лямблия* (L. Intestinalis), возбудитель *лямблиоза*. Это простейшее получило название в честь профессора Харьковского университета **Д. Ф. Лямбля**, открывшего его в 1859 г. Микроорганизм имеет выраженную двустороннюю симметрию, два ядра и восемь жгутиков (рис. 22). Наличие на брюшной стороне тела присоски позволяет лямблии прикрепляться к эпителиальной выстилке тонкой кишки. Микроорганизм обычно заселяет верхние отделы тонкой кишки, прежде всего двенадцатиперстную кишку и поглощает пищу из химуса. Интенсивное размножение паразита приводит к тому, что значительная часть поверхности слизистой оболочки оказывается покрытой слоем микроорганизмов, в результате чего нарушается

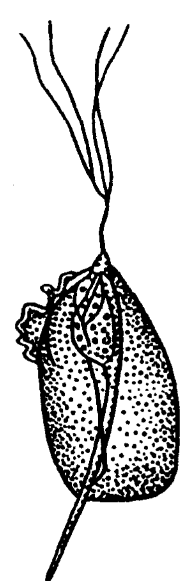


Рис. 21. *Трихомонада влагалищная (по В. А. Догелю)*

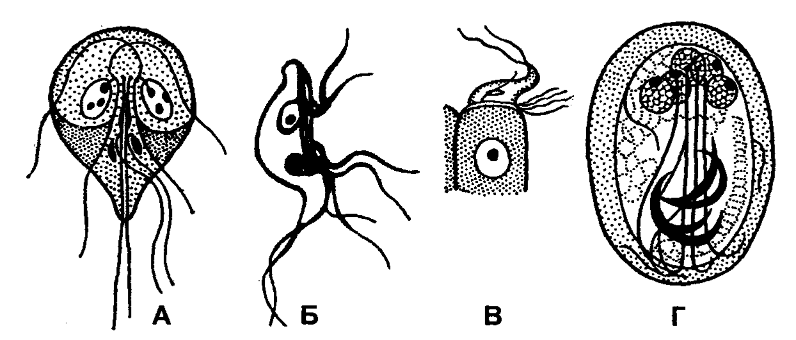


Рис. 22. *Схема строения лямблии:*
А – Lamblia muris, вегетативная особь с брюшной стороны (×2500); Б – то же, вид сбоку; В – вегетативная особь, прикрепившаяся к эпителиальной клетке; Г – Lamblia intestinalis, циста (×2700) (А – по Бензен; Б – по Шевякову; В – из кн. Дофлейна)

всасывательная функция тонкой кишки. Заболевание чаще всего развивается у детей. Трофозоиды, оказавшиеся в толстой кишке, инцистируются и выводятся из организма с фекалиями.

ТИП СПОРОВИКИ (SPOROZOA)

В этот тип входят около 2000 видов простейших, все они являются паразитами, что нашло отражение в упрощении строения клетки. В частности, как и все паразитические простейшие, споровики не имеют сократительных вакуолей, у них отсутствуют какие-либо органоиды движения и клеточный рот, поэтому обмен веществ осуществляется через поверхность тела. Другой характерной особенностью споровиков является сложный жизненный цикл, представляющий собой последовательное чередование полового и бесполого размножения. Половому процессу предшествует бесполое размножение в виде *шизогонии* (*греч.* schizo – дроблю, разделяю, gonos – рождение). Она представляет собой многократное митотическое деление ядер в общей цитоплазме, которая при этом увеличивает свой объем (такое многоядерное образование называется *шизонтом*). Затем образуются гаметы, которые сливаются (копулируют). Образовавшаяся зигота обычно формирует плотную оболочку, в силу чего называется *ооцистой*. Первое деление ее всегда мейоз, поэтому у споровиков происходит зиготическая редукция наборов хромосом. После мейоза происходит одно или целая серия митотических делений образовавшихся гаплоидных клеток – *спорозоитов*. Такой тип бесполого размножения получил название *спорогонии*. Таким образом, в обобщенном варианте жизненный цикл споровиков включает в себя **шизогонию, половой процесс и спорогонию**. У разных представителей типа жизненный цикл может иметь свои особенности.

Тип делится на два класса: г р е г а р и н ы и к о к ц и д и е о б р а з н ы е.

Класс Грегарины (Gregarinina)

Все грегарины являются внеклеточными паразитами различных беспозвоночных (прежде всего, членистоногих). Тело этих простейших обычно имеет продолговатую или (реже) округлую форму. Они обладают более сложным, чем другие споровики, строением. На переднем конце у большинства грегарин имеется прикрепительная структура – *эпимерит*, с нитчатыми выростами и крючочками, позволяющая паразиту фиксироваться на стенке органа (например, кишки) хозяина (рис. 23). У многих грегарин цитоплазма подразделяется на передний отдел – *протомерит* и задний, несущий ядро – *дейтомерит*. Размеры простейших варьируют от 10 мкм до 16 мм (некоторые паразиты кишечника членистоногих).

Несмотря на отсутствие органелл движения, многие кишечные грегарины способны перемещаться. Механизм такого движения еще не совсем ясен, но полагают, что это происходит путем сокращения мионем (*греч.* mys, mios – мышца, nema – нить) и волнообразного движения гребней пелликулы.

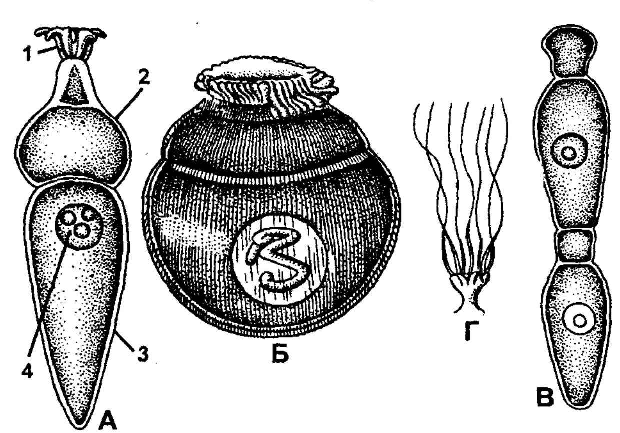


Рис. 23. *Разные виды грегарин:*
А – Corycella armata: 1 – эпимерит; 2 – протомерит; 3 – детомерит; 4 – ядро; Б – Lophorhynchus insignis; В – Hirmocystis ventricosa (две соединившиеся особи); Г – эпимерит Pogonites crinitus (по Василевскому)

Жизненный цикл грегарин, как и всех споровиков, сложен. Рассмотрим его схематически на примере кишечного паразита. Оказавшись в кишке, спорозоит активно растет и, достигнув максимальных размеров, объединяется с другим взрослым микроорганизмом, образуя *сизигий*. Однако слияния цитоплазмы партнеров (каждый из них теперь называется *гамонтом*) не происходит и возникшее двухклеточное образование в дальнейшем принимает округлую форму и выделяет снаружи плотную оболочку. Затем следуют множественные последовательные деления ядра каждой из клеток, но цитоплазма при этом не обособляется. Образовавшиеся многочисленные ядра в дальнейшем оттесняются к периферии клетки и отпочковываются с частью цитоплазмы. Так образуются гаметы, которые в последующем копулируют, причем сливаются по одной гамете от каждого гамонта. Неиспользованная на построение гамет цитоплазма остается в центральной части клетки (она называется остаточным тельцем) и впоследствии разрушается.

У разных грегарин встречается изогамия и анизогамия. Зигота окружается плотной оболочкой и становится ооцистой. Как и у всех споровиков, ядро зиготы делится мейозом, после чего образовавшиеся четыре гаплоидных ядра делятся один раз митозом. После того как в ооцисте образовались восемь гаплоидных ядер, вокруг каждого из них обособляется цитоплазма, и они становятся восемью спорозоитами червеобразной формы. Такая ооциста является инвазионной, т.е. способной заражать. Она с экскрементами выходит в окружающую среду, после чего ее проглатывает новый хозяин. В его кишечнике оболочка цисты разрывается, спорозоиты выходят из нее в просвет кишки, прикрепляются к стенке органа и начинают расти. При этом у них формируются эпимерит, протомерит и дейтомерит и спорозоит становится взрослой грегариной, которая приступает к половому процессу.

Класс Кокцидиеобразные (Coccidiomorpha)

Класс включает внутриклеточных (на протяжении большей части жизни) паразитов позвоночных. Жизненный цикл сложен, часто происходит со сменой хозяев. При этом хозяин, в организме которого происходит бесполое размножение, называется *промежуточным хозяином*, а тот, в котором паразит размножается половым путем, называется *окончательным*, или *дефинитивным*, *хозяином*. Половой процесс осуществляется путем оогамии.

У кокцидий имеется сложноорганизованная пелликула, состоящая из трех мембран, которая вместе с лежащими под ней в цитоплазме микротрубочками формирует цитоскелет. Наружная мембрана пелликулы всегда остается цельной, а внутренние мембраны прерываются в области *микропор*, где отмечается инвагинация наружной мембраны, а также на переднем и заднем концах клетки паразита, где формируются опорные кольца (рис. 24). По современным представлениям, через микропоры пища поступает в цитоплазму клетки, поэтому их даже называют *микроцитостомами*. Эти субмикроскопические образования свойственны всем клеткам кокцидий, кроме мужских гамет (микрогамет).

В области переднего опорного кольца располагается спирально закрученный *коноид*. Полагают, что с помощью этой прочной органеллы паразит проникает в клетку хозяина. Через коноид в заднем направлении проходят несколько (от 2 до 14) мешковидных органелл *роптрий*, которые, по современным данным, также участвуют в процессе проникновения кокцидий в клетку хозяина. Кроме того, в переднем отделе клетки простейшего находятся *микронемы*, значение которых до конца еще не выяснено.

Внешний вид кокцидиеобразных отличается от грегарин. В связи с внутриклеточным образом жизни у них отсутствует необходимость в эпимерите. Также отсутствует разделение тела на протомерит и дейтомерит.

Примером цикла развития кокцидии с одним хозяином может служить эймерия (Eimeria) из отряда Кокцидии (Coccidida). Этот микрорганизм обитает в кишечнике позвоночных, у которых он вызывает заболевание кокцидиоз (эймериоз). Некоторые кокцидии поражают домашних животных и тем самым наносят значительный вред животноводству. В особенности восприимчивы к кокцидиозу телята, карпы в прудовых хозяйствах, а также молодые кролики (это заболевание является распространенной причиной массового падежа молодняка).

При заглатывании ооцисты спорозоиты попадают в кишечник хозяина. После этого оболочка ооцисты разрывается, спорозоиты освобождаются из нее и проникают внутрь клеток кишечного эпителия. Там происходит бесполое размножение паразита путем шизогонии, а внутриклеточная особь микроорганизма на этом этапе называется *шизонтом*. Шизогония сопровождается ростом объема цитоплазмы шизонта и многократными митотическими делениями ядра, в результате чего образуется многоядерный шизонт. В итоге вокруг ядер обособляется цитоплазма, и шизонт разбивается на множество мелких одноядерных клеток червеобразной формы – *мерозоитов* (*греч.* meros – часть, доля).

После разрушения клетки-хозяина мерозоиты выходят в просвет кишки и проникают поодиночке в другие клетки, где также претерпевают шизогонию. Этот процесс повторяется несколько раз, но он все равно конечен, поскольку для полного прохождения жизненного цикла непременно должна наступить стадия полового размножения паразита. Для этого мерозоиты, внедрившись в клетку-хозяина, не вступают в шизогонию, а преобразуются в гамонты, из которых в последующем образуются гаметы. Гамонты бывают двух типов – *макрогамонты* и *микрогамонты*. Цитоплазма макрогамонтов активно увеличивается в объеме, в ней накапливаются питательные вещества, но сама клетка остается одноядерной и становится яйцеклеткой. Микрогамонты также

значительно увеличиваются, но при этом ядро в каждом из них многократно делится (значительно чаще, чем даже при шизогонии), в итоге из микрогамонта образуются многочисленные подвижные мужские гаметы, снабженные парой жгутиков.

После копуляции гамет образуется зигота. Она выделяет плотную оболочку, становясь ооцистой, и с фекалиями выносится в окружающую среду, где ее развитие продолжается. Ядро ооцисты делится мейозом, образуя четыре гаплоидных *споробласта*. Вокруг каждого споробласта формируется оболочка, после чего они уже называются спорами. Затем ядра спор делятся митозом и внутри каждой из них в итоге находится по два спорозоита. Таким образом, зрелая инвазионная ооциста эймерии содержит восемь спорозоитов, находящихся в четырех спорах.

Развитие других кокцидий – *токсоплазм* (Toxoplasma gondii) – может осуществляться со сменой хозяев. Окончательными хозяевами для этого паразита являются кошачьи, в организме которых паразит проходит описанные выше для эймерии стадии развития, которые завершаются половым размножением и образованием покрытых оболочкой зигот – ооцист. С фекалиями ооцисты попадают в окружающую среду, и там при благоприятных условиях происходит спорогония и формирование спор со спорозоитами. Однако, в отличие от эймерий, зрелая ооциста токсоплазм содержит не четыре, а две споры. В каждой из них находится по четыре спорозоита, поэтому общее число их остается прежним – восемь.

Бесполое размножение осуществляется в организме промежуточного хозяина, которым потенциально могут быть представители огромного количества позвоночных животных, в том числе практически все теплокровные (млекопитающие и птицы) и даже некоторые пресмыкающиеся. Промежуточные хозяева заражаются, проглатывая цисты, а также поедая ткани инфицированных животных (в том числе и промежуточных хозяев) или через их выделения. Также возможно заражение плода от инфицированной матери через плаценту (см. рис. 24).

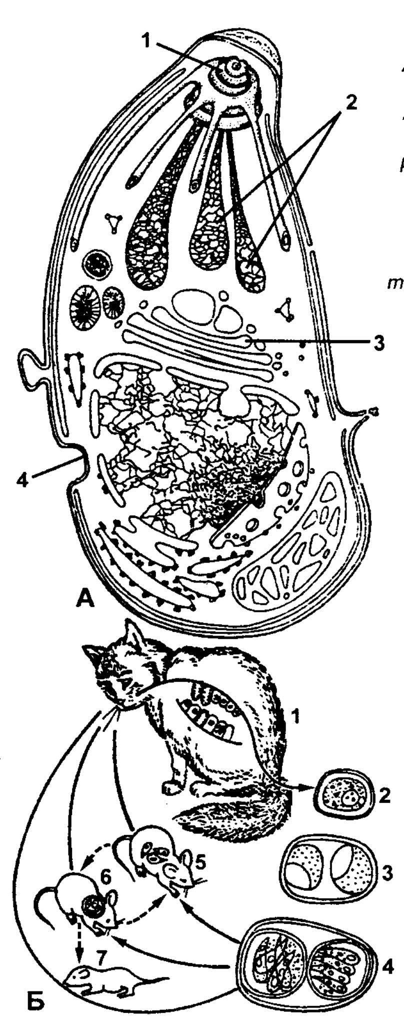


Рис. 24. *Токсоплазма:*
А – субмикроскопическое строение токсоплазмы: 1 – коноид; 2 – роптрии; 3 – комплекс Гольджи; 4 – микропора. Б – цикл полового развития токсоплазмы: 1 – стадия развития в кишках кошки; 2 – 4 – ооцисты токсоплазмы; 5 – пролиферативные стадии в организме мыши; 6 – циста токсоплазмы в головном мозге мыши; 7 – новорожденный мышонок, зараженный трансплацентарно (по А. А. Слюсареву и соавт.)

Проникнув в пищеварительный тракт промежуточного хозяина, спорозоиты попадают в лимфатический сосуд и с током лимфы переносятся в лимфатический узел, где размножаются. Оттуда они выходят в кровеносные сосуды, через которые распространяются по всему организму. При этом паразиты попадают в скелетные мышцы, печень, селезенку, нервную ткань и посредством коноида проникают в их клетки. Внутриклеточные токсоплазмы называются *эндозоитами.*

В клетке хозяина паразит активно размножается бесполым путем посредством *эндогонии* (*греч.* endon – внутри, gonos – рождение) (*эндодиогении*) или внутреннего почкования. При этом типе размножения две дочерние клетки параллельно закладываются внутри материнской еще в процессе митоза (рис. 25). Образуется так много токсоплазм, что они переполняют клетку и растягивают ее мембрану. Такая клетка, заполненная



Рис. 25. *Последовательные стадии размножения внутриклеточным почкованием (по А. А. Слюсареву и соавт.)*

простейшими, внешне напоминает цисту, поэтому она называется *псевдоцистой*. Со временем инфицированная клетка разрушается, и токсоплазмы проникают в другие. Токсоплазмы могут находиться в промежуточном хозяине годами (возможно, даже всю жизнь). При этом в тканях (особенно в мозге) образуются скопления паразитов, включающие в себя несколько десятков клеток, окруженных общей оболочкой. Такие скопления называют цистами.

Заражение человека токсоплазмами происходит при контакте с инфицированными кошками и животными промежуточными хозяевами, а также при употреблении плохо обработанных мясных и молочных продуктов. Токсоплазмоз у взрослых людей чаще всего протекает в легкой форме. При обострении возникает лихорадка, головная и мышечная боль, нарушается функция пораженных внутренних органов. Хроническое течение болезни может длиться годами. При этом возможно незначительное повышение температуры тела, увеличение лимфатических узлов, печени и селезенки. Может нарушаться память и зрение, снижается работоспособность. Нередко отмечаются осложнения во внутренних органах. До 30% носителей токсоплазм не обнаруживают никаких симптомов. Обнаружение паразита возможно только в лабораторных условиях. Установлено, что не менее 500 млн. человек на Земле заражены токсоплазмами.

Огромное значение имеет отряд Кровяных споровиков (Haemosporidia), объединяющий несколько десятков

видов паразитических простейших, которые часть своего развития проходят в форменных элементах крови позвоночных животных. Наиболее известным из них (а может, и среди всех паразитических простейших вообще) является *малярийный плазмодий* (род Plasmodium) – *возбудитель малярии у рептилий, птиц и млекопитающих*. В организме человека развиваются плазмодии четырех видов: P. vivax – возбудитель самой распространенной трехдневной малярии, P. malariae – возбудитель четырехдневной малярии, P. falciparum – возбудитель наиболее опасной тропической малярии и P. ovale – возбудитель, близкий к трехдневной, овалемалярии. Все виды широко распространены в странах с тропическим и субтропическим климатом, и только P. ovale встречается в тропических областях Африки.

Жизненный цикл кровяных споровиков проходит со сменой хозяев. При этом *окончательным хозяином являются кровососущие насекомые* (чаще всего комары), в организме которых проходит половое размножение и спорогония. Это отличает кровяных споровиков от кокцидий, у которых, напомним, спорогония происходит в окружающей среде. *Бесполое размножение шизогонией и образование гамонтов осуществляется в промежуточных хозяевах*, которыми, как мы уже отмечали выше, являются позвоночные животные и человек.

Человек заражается паразитом при укусе комара из рода Anopheles, который и является дефинитивным хозяином. В этот род входит около 80 видов, и за способность переносить малярийного плазмодия они еще называются малярийными комарами. Переносчиками паразита являются только самки, которым для развития яиц необходимо насосаться крови. Для этого комар по тепловому излучению находит поверхностный кровеносный сосуд и, проткнув кожу ротовым аппаратом, высасывает из него кровь. При этом в кровь попадает слюна комара и вместе с ней из слюнных желез очень мелкие (длиной 5 – 8 мкм) червеобразные спорозоиты. Они имеют характерное для споровиков строение, за исключением отсутствия коноида.

Попав в кровяное русло, спорозоиты разносятся по всему организму и со временем с током крови попадают в печень. Там они проникают в гепатоциты и проходят *преэритроцитарную*, или *тканевую*, стадию развития. Она длится у разных видов плазмодия неодинаковое время: у P. falciparum обычно шесть суток, а у P. vivax от восьми суток до нескольких месяцев. При этом паразит размножается в гепатоцитах путем шизогонии, и каждый шизонт дает начало огромному (от 1000 до 5000) количеству *тканевых мерозоитов*. Покинув разрушенный гепатоцит, большинство образовавшихся мерозоитов поражают не клетки печени, а поступают в кровяное русло, где проникают в эритроциты. Там проходит *эритроцитарная* стадия развития малярийного плазмодия.

Как и в клетках печени, в эритроцитах паразит размножается шизогонией (рис. 26). Молодой шизонт принимает округлую форму и содержит крупную вакуоль, которая оттесняет цитоплазму и ядро паразита к периферии. Постепенно цитоплазма шизонта увеличивается в объеме, а вакуоль уменьшается. Шизонт способен образовывать псевдоподии и амебоидно изменять свою

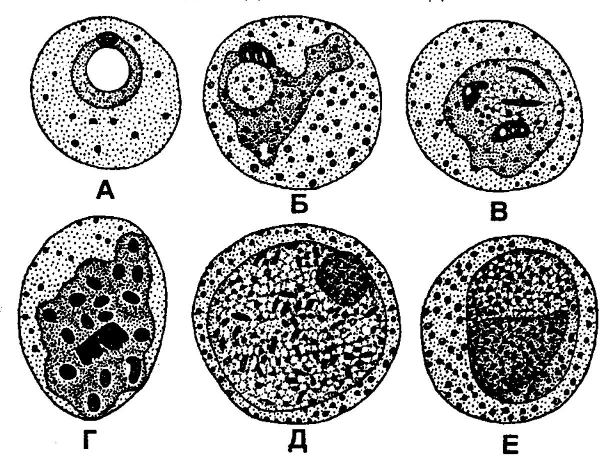


Рис. 26. *Плазмодий трехдневной малярии (Plasmodium vivax) из крови человека:*

А – типичное «кольцо»; Б – амебоидная форма (видна Шюффнерова пятнистость); В – многоядерный растущий шизонт; Г – шизогония; Д – макрогамета; Е – микрогаметоцит (по Дофлейну)

форму, за что один из видов получил название «живой» (по лат. vivax). Шизонт питается содержащимся в эритроците гемоглобином и вырастает настолько, что занимает почти весь объем эритроцита, оттесняя его содержимое к периферии в виде каемки. Затем шизонт округляется, перестает образовывать псевдоподии, его ядро несколько раз делится митотически, образуя 10 – 20 (чаще всего 16) ядер. Впоследствии вокруг ядер обособляется цитоплазма и, соответственно числу ядер, формируются мерозоиты.

После разрушения эритроцита мерозоиты оказываются в плазме крови. Кроме них, в плазму также попадают отходы их жизнедеятельности, образовавшиеся в результате неполного усвоения паразитом гемоглобина. И сами мерозоиты и их токсичные отходы являются чужеродными для организма человека структурами и обладают антигенными свойствами. Поэтому их появление во внутренней среде немедленно вызывает активную реакцию иммунной системы, которая начинает борьбу с антигеном. Все это выражается в виде лихорадки. Вначале появляется сильный озноб, общая слабость, мышечные и головная боли, кожа становится бледной. В течение нескольких часов температура тела повышается до 39 – 41°С. Затем чувство озноба сменяет жар, лицо краснеет, усиливается головная боль, учащается пульс и появляется жажда. При тропической малярии возможен понос и боли в животе. Больные часто бредят. Продолжительность приступа лихорадки невелика, и через шесть – восемь часов обычно температура снижается до нормальной. Однако больной продолжает испытывать слабость, сильно потеет и через какое-то время засыпает. Общая продолжительность приступа обычно составляет шесть – десять часов.

Прекращение симптомов происходит из-за того, что мерозоиты не находятся долго в плазме, а проникают в другие эритроциты, где они вновь становятся недоступными для иммунокомпетентных молекул и клеток макроорганизма, что является причиной прекращения иммунных реакций.

Внутриэритроцитарная стадия развития паразита повторяется несколько раз. При этом каждый раз выход новых мерозоитов из эритроцитов в плазму происходит синхронно и сопровождается описанными выше приступами лихорадки. Продолжительность внутриэритроцитарной стадии шизогонии для P. malaria составляет 72 ч., а для других видов 48 ч. Поэтому вызываемые этими паразитами заболевания обычно называют в соответствии с периодичностью выхода мерозоитов и, следовательно, приступов лихорадки (рис. 27). Однако при тропической малярии приступы могут следовать один за другим почти без перерыва. Диагностика возбудителя по периодичности приступов также может быть затруднена в случае инфицирования человека сразу несколькими видами плазмодия.

Однако человек является для малярийного плазмодия лишь промежуточным хозяином, а для полного развития паразита необходимо *половое размножение, которое проходит в организме окончательного хозяина – комара*. Поэтому после многократных повторений эритроцитарной стадии развиваются не мерозоиты, а незрелые половые клетки – гамонты (их еще называют

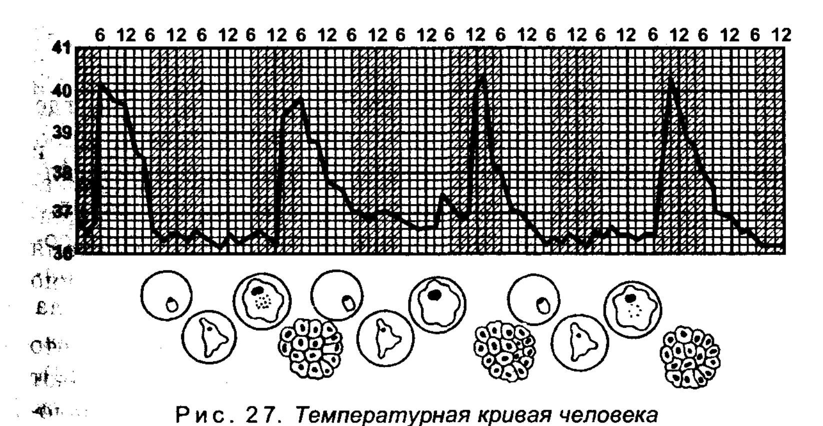


Рис. 27. *Температурная кривая человека при заболевании трехдневной малярией:*
внизу – стадии развития Plasmodium vivax, соответствующие различной температуре тела больного; заштрихован ночной период суток (по В. А. Догелю)

гаметоцитами). Гамонты бывают двух типов – макрогамонты, из них в организме комара впоследствии образуются женские гаметы, и микрогамонты, которые затем дадут начало микрогаметам. Эти клетки имеют округлую форму и более крупные, чем мерозоиты, размеры. На этом развитие малярийного плазмодия в организме человека заканчивается, и для продолжения жизненного цикла они должны попасть в организм комара.

В процессе кормления в желудок комара вместе с кровью попадают также гамонты. В пищеварительной системе комара происходит дальнейшее созревание гамонтов и превращение их в зрелые гаметы. Для этого необходимо, чтобы температура была не ниже +14,5°С. В процессе созревания макрогамонты не делятся и видоизменяются в макрогаметы (женские гаметы), тогда как ядра микрогамонтов несколько раз делятся митотически и дают начало пяти-шести микрогаметам. Напоминаем, что у споровиков зиготическая редукция (диплоидна только зигота и первое деление ее ядра представляет собой мейоз), поэтому все клетки на других стадиях развития, в том числе и гаметоциты, являются гаплоидными, их ядра могут делится только митозом. После этого происходит копуляция макро- и микрогамет.

Образовавшаяся зигота подвижна, поэтому ее называют *оокинетой*. Она активно перемещается и оказывается под эпителием стенки желудка комара, где фиксируется, превращаясь в ооцисту. Сначала ядро зиготы делится мейозом, после чего образовавшиеся гаплоидные ядра многократно делятся митозом. В результате спорогонии в ооцисте образуются до 10 000 спорозоитов. Стенка созревшей ооцисты лопается, и наполняющие ее спорозоиты оказываются в полости тела комара. Оттуда спорозоиты мигрируют в органы комара, главным образом в его слюнные железы (рис. 28). Такой комар способен при укусе внести паразита в кровь человека. С момента попадания гаметоцитов с кровью в организм комара до заселения слюнных желез спорозоитами обычно проходит 7 – 45 дней.

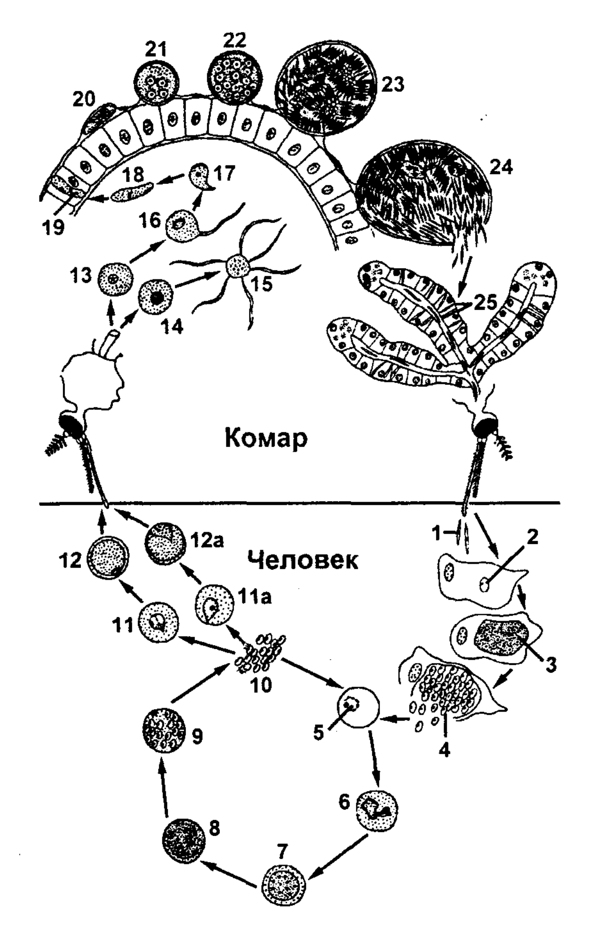


Рис. 28. *Цикл развития малярийного плазмодия рода Plasmodium:*
1 – спорозоиты; 2 – 4 – шизогония в печени (2 – спорозоит, внедрившийся в печеночную клетку; 3 – растущий шизонт с многочисленными ядрами; 4 – шизонт, распадающийся на мерозоиты); 5 – 10 – эритроцитарная шизогония (5 – молодой шизонт в форме кольца; 6 – растущий шизонт с псевдоподиями; 7 – 8 – деление ядер внутри развивающегося шизонта; 9 – 10 – распад шизонта на мерозоиты и выход их из эритроцита, кроме мерозоитов, видны зерна пигмента); 11 – молодой макрогамонт; 11а – молодой микрогамонт; 12 – зрелый макрогамонт; 12а – зрелый микрогамонт; 13 – макрогамета; 14 – микрогамонт; 15 – образование микрогамет (флагелляция); 16 – копуляция; 17 – зигота; 18 – подвижная зигота (оокинета); 19 – проникновение оокинеты сквозь стенку кишечника комара; 20 – превращение оокинеты в ооцисту на наружной стенке кишечника комара; 21, 22 – растущая ооциста с делящимися ядрами; 23 – зрелая ооциста со спорозоитами и остаточным телом; 24 – спорозоиты, покидающие ооцисту; 25 – спорозоиты в слюнной железе комара (по Е. М. Хейсину)

ТИП КНИДОСПОРИДИИ (CNIDOSPORIDIA)

Все книдоспоридии (а их около 600 видов) являются паразитами. От споровиков они отличаются наличием сложных многоклеточных спор, снабженных стрекательными клетками (капсулами) и особенностями жизненного цикла. Тип состоит из двух классов: миксоспоридий и актиномиксидий. Класс миксоспоридии (Myxosporidia) содержит около 400 видов, которые главным образом поражают рыб, реже земноводных и рептилий. Класс актиномиксидии (Actinomixidia) паразитирует на беспозвоночных (в основном, малощетинковых червях), от миксоспоридий их отличает более сложно устроенные споры.

Заражение книдоспоридиями начинается с заглатывания рыбой споры. В каждой споре имеются от двух до шести стрекательных капсул со скрученной стрекательной нитью. В полости кишки стрекательные капсулы срабатывают, при этом нить выстреливает и втыкается в стенку кишки (рис. 29). После этого створки споры раскрываются, и из нее выходит амебоидная диплоидная клетка, которая перемещается через стенку кишки и, попав в кровеносный сосуд, с током крови переносится в органы рыбы. Там ядро многократно делится митозом, в результате чего образуется многоядерный плазмодий. Цитоплазма плазмодия постепенно

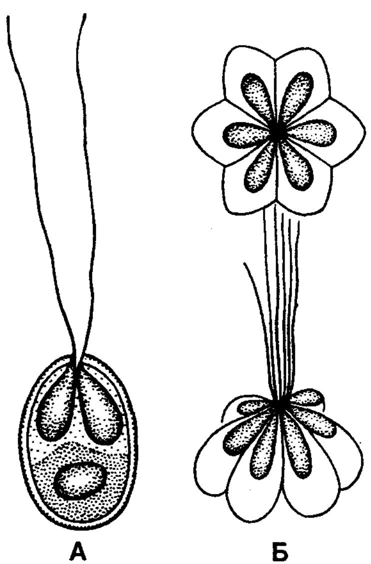


Рис. 29. *Споры разных видов миксоспоридий:*
А – Myxobolus karelicus с выстреленными стрекательными нитями со стороны створки;
Б – Hexacapsula neothum с невыстреленными (сверху) и выстреленными стрекательными нитями (по Шульману)

увеличивается в объеме и достигает значительных размеров (до двух сантиметров и более), при самой разнообразной форме (рис. 30). В тканях хозяина такой плазмодий формирует хорошо выраженные шишки.

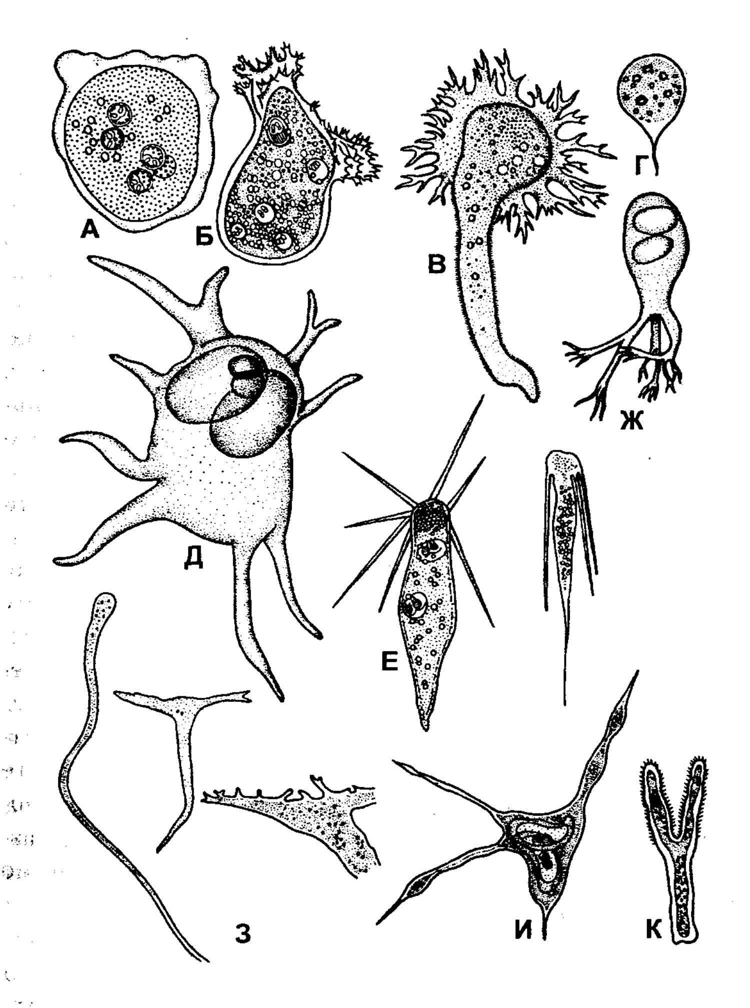


Рис. 30. *Плазмодии разных видов миксоспоридий:* *А – Ortholinea divergens; Б – Chloromyxum leydigi; В – Sinuolinea dimorpha; Г – Myxoproteus caudatus; Д – Sphaerospora irregularis; Е – Leptotheca agilis; Ж – Ceratomyxa ramosa; З – Ceratomyxa drepanopsettae; И – Ceratomyxa appendiculata; К – Myxidium lieberkühni (по Шульману)*



Рис. 31. *Спора миксоспоридии (Henneguya zikaweiensis) (по Шульману)*

Различают вегетативные и генеративные ядра плазмодия. В *вегетативных ядрах* активно идут процессы транскрипции, что обеспечивает синтез достаточного количества необходимых белков. Таким образом, эти ядра обеспечивают функциональную жизнеспособность плазмодия. Генеративные ядра необходимы для образования спор. Как мы уже отмечали выше, для этого типа характерны многоядерные споры. Их формирование начинается с серии делений генеративного ядра, причем одно из делений мейоз, в результате чего появляется многоядерный *панспоробласт*. В каждом из них затем образуются по две споры, состоящие из шести и более гаплоидных ядер. Споры имеют створки, чаще всего их бывает две, но у некоторых книдоспоридий их может быть и больше (до шести). Часто створки имеют выросты. Они увеличивают общую поверхность споры и выполняют роль своеобразных водных «парусов», способствуя плавучести (рис. 31). Количество стрекательных капсул пропорционально числу створок. Внутри споры находится двухъядерная клетка, из которой впоследствии образуется новый плазмодий. Для этого спора должна выйти из тела хозяина и попасть в воду. Пассивно плавая в толще воды, спора проглатывается рыбой и попадает в ее пищеварительный тракт. После срабатывания стрекательных капсул гаплоидные ядра находящейся в споре клетки сливаются в одно диплоидное, и в таком состоянии клетка попадает в ткани организма хозяина. Таким образом, *у книдоспоридий плазмодий содержит диплоидные ядра, а споры – гаплоидные.* Книдоспоридии могут вызывать массовую гибель рыб, чем наносят значительный ущерб рыбоводным хозяйствам, а также морскому промышленному рыболовству.

Микроспоридии являются внутриклеточными паразитами членистоногих (большинство видов) и рыб (небольшое количество видов). В отличие от книдоспоридий, у микроспоридий одноядерные споры, хотя они также содержат стрекательные нити (рис. 32). Заражение происходит при проглатывании споры хозяином. Когда спора оказывается в пищеварительном тракте, из нее выбрасывается стрекательная нить и закрепляется в стенке кишки. После этого содержимое споры вместе с ядром перетекает в клетку эпителия кишки, где продолжается развитие паразита. При этом образуются мелкие многоядерные плазмодии и отдельные мелкие (четыре – шесть мкм, редко до десяти мкм) клетки, собранные в цепочки (рис. 33). Затем начинают формироваться одноядерные споры.

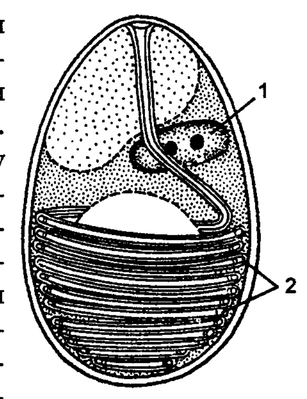
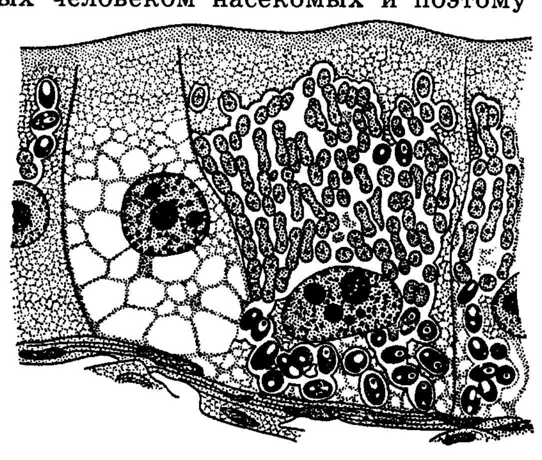


Рис. 32. *Схема строения споры микроспоридии: 1 – ядро; 2 – нить (по Лому, с изменениями В. А. Догеля)*

Некоторые микроспоридии являются паразитами одомашненных человеком насекомых и поэтому имеют хозяйственное значение. В частности, Nosema apis вызывает заболевание нозематоз (или


Рис. 33. *Срез через эпителий кишечника шелковичного червя с шизонтами и спорами Nosema bombycis (по Штемпелю)*

пчелиный понос) у медоносных пчел. Дело в том, что для поддержания чистоты пчелы всегда опорожняют кишечник, вылетев из улья. Даже в течение всей зимы насекомые накапливают в кишечнике экскременты до первого вылета весной. Однако развивающийся в кишечнике у пчелы паразит вызывает его дисфункцию. В результате этого дефекация происходит не за пределами улья, а именно в нем. Содержащие споры экскременты попадают на соты и на других пчел. Очищая себя и наводя порядок в улье, другие пчелы быстро заражаются спорами, и вскоре вся пчелиная семья погибает.

Другие микроспоридии вызывают гибель гусениц тутового шелкопряда.

ТИП ИНФУЗОРИИ (INFUZORIA), ИЛИ РЕСНИЧНЫЕ (CILIOPHORA)

В этот тип объединяются наиболее высокоорганизованные простейшие. Их характеризуют две главные особенности: движение посредством многочисленных ресничек и гетероядерность – наличие одновременно двух ядер: мелкого диплоидного *микронуклеуса* и крупного высокополиплоидного *макронуклеуса*. Микронуклеус еще называют генеративным ядром. Он обеспечивает сохранение генетической информации и передачу ее при размножении. Макронуклеус, или вегетативное ядро, в размножении не участвует, но при интерфазе именно в этом ядре происходят процессы транскрипции РНК. Следовательно, макронуклеус управляет жизнедеятельностью неделящейся клетки.

Всего насчитывается около 6000 видов инфузорий. Тип включает в себя два класса: класс реснитчные инфузории и класс сосущие инфузории. Представители первого класса остаются покрытыми ресничками в течение всей жизни (за исключением состояния цисты), а сосущие инфузории имеют реснички только на определенных этапах онтогенеза.

Класс Ресничные инфузории (Ciliata)

Большинство из них ведут свободный образ жизни (плавающие и прикрепленные к субстрату), однако встречаются и паразиты (экто- и эндопаразиты). Наиболее известным представителем класса является инфузория туфелька (Paramecium caudatum), которая обитает в стоячих пресных водоемах.

Эти инфузории снаружи покрыты пелликулой и поэтому имеют постоянную форму тела. Пелликула образована двумя мембранами, между которыми имеется пространство. Она имеет сложный рельеф в виде правильных шестигранных ячеек, что придает пелликуле высокие механические свойства при малой толщине (рис. 34). По углам шестигранников располагаются отверстия *трихоцист* (*греч.* trix, trichos – волос, kystis – пузырь) – коротких палочковидных структур. Они при раздражении выстреливают в виде длинной тонкой нити с острым наконечником и в соответствии с обстоятельствами вонзаются в тело добычи или врага.

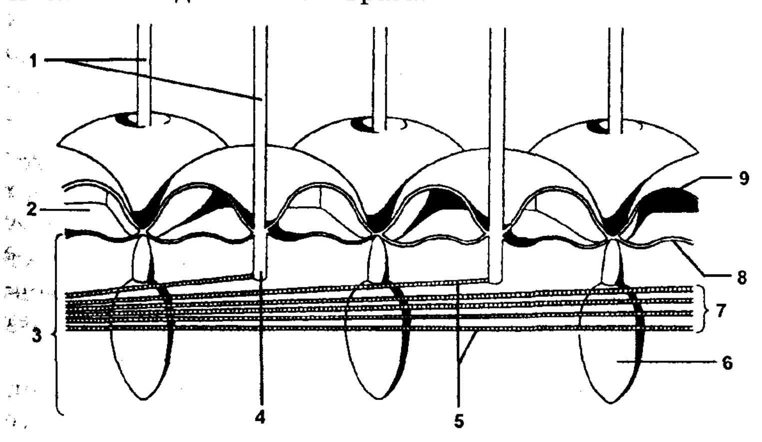


Рис. 34. *Пелликула и кинетодесмальный аппарат инфузории туфельки (Paramecium caudatum) на основе данных электронно-микроскопических исследований:*
1 – реснички; 2 – межмембранное пространство; 3 – цитоплазма; 4 – базальное тельце (кинетосома); 5 – кинетодесмальная фибрилла; 6 – невыстреленная трихоциста; 7 – кинетодесма; 8 – внутренняя мембрана; 9 – наружная мембрана (по Греллу и соавт.)

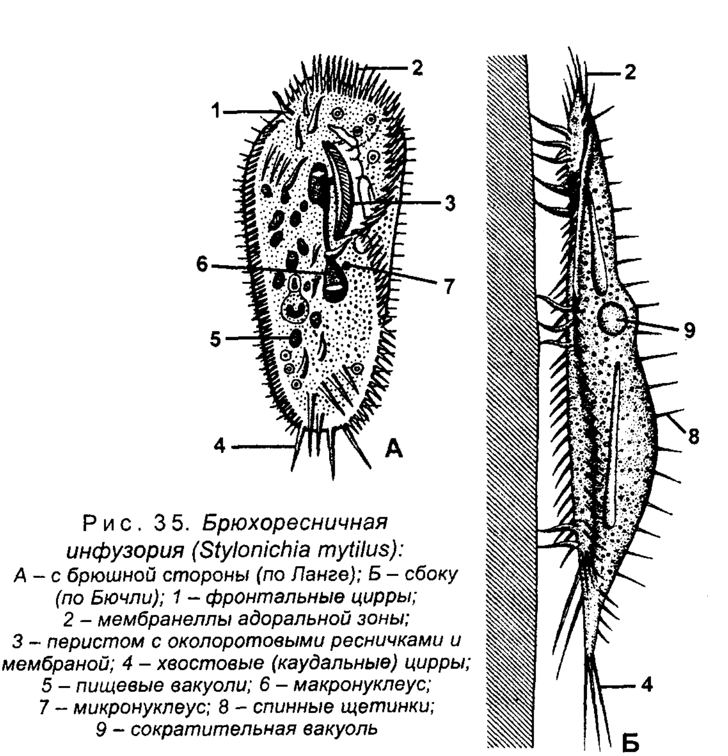


Рис. 35. *Брюхоресничная инфузория (Stylonichia mytilus):*
А – с брюшной стороны (по Ланге); Б – сбоку (по Бючли); 1 – фронтальные цирры; 2 – мембранеллы адоральной зоны; 3 – перистом с околоротовыми ресничками и мембраной; 4 – хвостовые (каудальные) цирры; 5 – пищевые вакуоли; 6 – макронуклеус; 7 – микронуклеус; 8 – спинные щетинки; 9 – сократительная вакуоль

В центрах шестигранных ячеек из пелликулы выходят реснички (об ультраструктуре ресничек подробно рассказано в разделе, посвященном ресничкам и жгутикам). В наиболее простом варианте реснички равномерно покрывают все тело простейшего. У более сложно организованных инфузорий отмечается дифференциация ресничек по размеру, кроме того, они могут концентрироваться в определенных местах и соединяться (сливаться) в более эффективные функциональные комплексы. Выделяют три типа таких комплексов: *мембранеллы* (короткие), *мембраны* (длинные) (в обоих случаях ряды ресничек соединяются продольно) и *цирры* – соединение соседних ресничек в виде кисточки (рис. 35). Наиболее сложные комплексы ресничек встречаются вблизи цитостома.

От расположенного в эктоплазме базального тельца каждой реснички по направлению к переднему концу

тела проходит *кинетодесмальная фибрилла*. Соседние фибриллы формируют тяж – *кинетодесму*, вместе с базальными тельцами одного ряда ресничек они составляют *кинетическую единицу*. Все это обеспечивает согласованное движение ресничек при движении и захвате пищи.

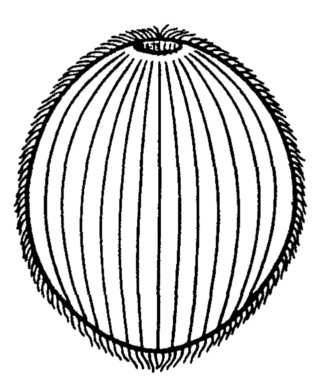


Рис. 36. *Инфузория голофрия (Holophrya) с терминальным положением ротового отверстия (по Корлису)*

У многих инфузорий в глубине эктоплазмы (вблизи эндоплазмы) находятся продольные тяжи сократительных микрофиламентов, получившие название *мионем*. Их сокращение позволяет простейшему в определенных пределах временно изменять форму тела.

У подавляющего большинства инфузорий (за исключением некоторых паразитов, которые поглощают вещества через поверхность тела) имеется углубление – *перистом*, или *предротовая воронка*, ведущее в клеточный рот (цитостом). В наиболее примитивном варианте цитостом располагается на переднем конце тела (рис. 36), у более высокоорганизованных он смещается на брюшную сторону (рис. 37). Цитостом

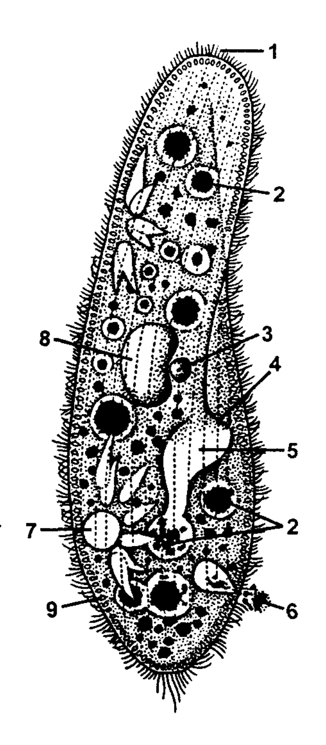


Рис. 37. *Инфузория туфелька (Paramecium caudatum): 1 – реснички; 2 – пищеварительные вакуоли; 3 – микронуклеус; 4 – ротовое отверстие; 5 – глотка; 6 – порошица в момент выбрасывания непереваренных остатков пищи; 7 – сократительная вакуоль (центральный резервуар и радиально расположенные приводящие каналы); 8 – макронуклеус; 9 – трихоцисты (по Полянскому и Стрелкову)*

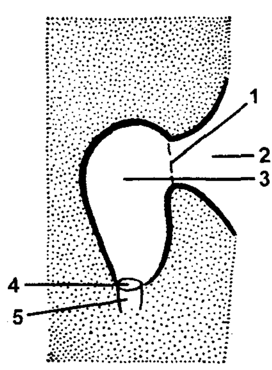


Рис. 38. *Схема строения ротового аппарата инфузории туфельки: 1 – ротовое отверстие; 2 – преддверие; 3 – ротовая полость, в которой расположены базальные части мембраны и мембранелл; 4 – цитостом; 5 – цитофаринкс (глотка) (по Корлису)*

продолжается в узкий канал – *клеточную глотку* (*цитофарингс*), который заканчивается в эндоплазме (рис. 38). У равноресничных инфузорий в области ротового аппарата отсутствуют ресничные комплексы, тогда как у других там имеются различные мембраны, мембранеллы и цирры, облегчающие поглощение пищи. В частности, у кругоресничных инфузорий (к ним относится и туфелька) имеется предротовой аппарат. Он состоит из трех коротких мембранелл, расположенных слева от рта, и одной более длинной мембраны справа. Это образование получило название *тетрахимениум* (рис. 39). У спиральноресничных инфузорий мембрана не образуется, а мембранеллы спирально закручиваются вправо. У инфузорий, питающихся взвешенными частицами и бактериями, ротовое отверстие все время остается открытым. Тогда как у хищных (они питаются другими простейшими) оно раскрывается лишь при захвате пищи.

В эндоплазме от глотки отшнуровывается пищеварительная вакуоль. Затем она вовлекается в ток цитоплазмы и совершает внутри клетки путь по определенной траектории. По мере движения вакуоль (фагосома) сливается с лизосомами. Органический субстрат в ней расщепляется

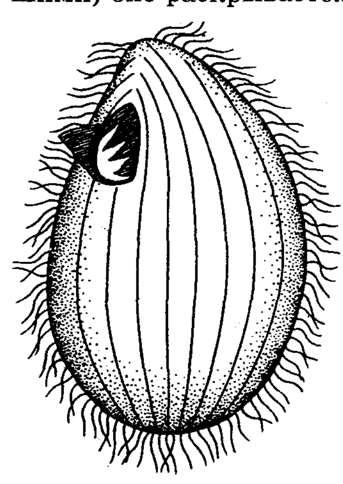


Рис. 39. *Ресничная инфузория (Tetrahymena pyriformis): виден тетрахимениум, слагающийся из трех мембранелл и одной мембраны (по Корлису)*

и в виде мономеров поступает в цитозоль, где используется на нужды клетки или переводится в нерастворимые соединения и откладывается в качестве трофических включений. Большинство инфузорий используют аэробное дыхание, однако при дефиците кислорода или паразитизме могут целиком переходить на гликолиз. Непереваренные частицы затем выбрасываются путем экзоцитоза наружу. Инфузории являются единственными из простейших, у кого имеется постоянное место выброса неусвоенных продуктов – *порошица*.

У большинства инфузорий на границе между экто- и эндоплазмой располагаются две сократительные вакуоли. У большинства видов эти органеллы имеют значительно более сложное устройство, нежели у других простейших. В состав каждой из них входит центральный резервуар (собственно вакуоль), радиально расположенные вокруг резервуара пять-семь приносящих канальцев и один выносящий каналец. Вакуоли сокращаются попеременно. Процесс идет стадийно: сначала приносящие канальцы наполняют водой центральный резервуар, который при этом растягивается (диастола), затем следует сокращение центрального резервуара и выброс из него воды через выносящий каналец наружу (систола). Частота сокращений вакуолей зависит от концентрации солей в окружающей воде и ее температуры.

Размножение инфузорий может осуществляться половым и бесполым способами. При бесполом размножении сначала происходит деление микронуклеуса митозом, а полиплоидный макронуклеус делится простой перетяжкой. Затем клетка делится на две дочерние, которые обычно заново формируют ротовые аппараты и другие недостающие структуры (рис. 40).

У некоторых инфузорий бесполое размножение происходит в цисте. Однако при этом образуется не две, а несколько дочерних клеток, причем между последовательными делениями не происходит увеличения размеров клеток (как при дроблении зиготы многоклеточных).

Бесполое размножение может повторяться многократно, однако для инфузорий необходим половой

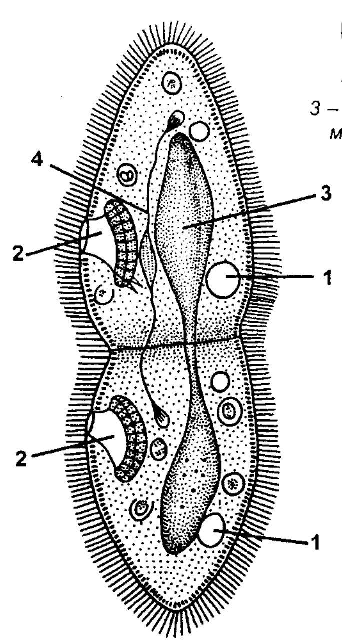


Рис. 40. *Делящаяся инфузория туфелька (схематично): 1 – сократительная вакуоль; 2 – рот; 3 – делящийся макронуклеус; 4 – делящийся микронуклеус (по Лангу, с изменениями В. А. Догеля)*

процесс. У этих микроорганизмов он осуществляется весьма своеобразно. Мы привыкли к тому, что половому размножению всегда предшествует образование особых клеток – гамет, обладающих гаплоидным набором хромосом. После этого две гаметы обязательно сливаются, образуя одну диплоидную зиготу. У инфузорий все происходит по-другому. Они не образуют гамет, поэтому у них нет и зиготы. Вместо этого тесно сблизившиеся половые партнеры образуют относительно узкий цитоплазматический мостик, соединяющий обе клетки. Однако полного слияния клеток не происходит. Половой процесс такого типа называется *конъюгацией* (рис. 41). Наряду с этим макронуклеус подвергается редукции и распадается, а микронуклеус делится мейозом. Из образовавшихся в результате мейоза четырех гаплоидных ядер три разрушаются, а оставшееся четвертое делится митозом, образуя два гаплоидных ядра, называемых *пронуклеусами*. Затем половые партнеры обмениваются пронуклеусами, т.е. происходит обмен генетическим материалом. При этом один из пронуклеусов переходит через цитоплазматический мостик в другую клетку и сливается с оставшимся там пронуклеусом, образуя диплоидное ядро. То же самое происходит и в другой клетке. После этого цитоплазматический мостик разрывается и половые партнеры расходятся, обладая видоизмененным генетическим материалом. После расхождения клеток ядро в каждой из них неоднократно делится и вновь реконструируются макронуклеусы.

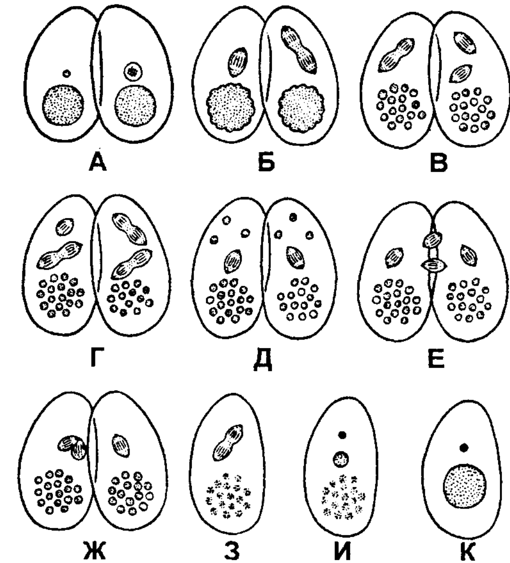


Рис. 41. Конъюгация инфузорий (схема): А – начало конъюгации, в левой особи ядерный аппарат без изменений, в правой микронуклеус вздут; Б – первое мейотическое деление микронуклеуса, в левой особи метафаза, в правой – анафаза, начало распада макронуклеуса; В – в левом конъюганте окончание первого деления микронуклеуса, в правом – начало второго деления микронуклеуса, распад макронуклеуса; Г – второе деление микронуклеуса; Д – один микронуклеус в каждой особи приступает к третьему делению, по 3 микронуклеуса в каждом конъюганте дегенерируют; Е – обмен мигрирующими пронуклеусами; Ж – слияние пронуклеусов, образование синкариона; З – эксконъюгант, деление синкариона; И – эксконъюгант, начало превращения одного из продуктов деления синкариона в макронуклеус; К – эксконъюгант, развитие ядерного аппарата закончено, фрагменты старого макронуклеуса резорбировались в цитоплазме (по Греллю, с изменениями В. А. Догеля)

Наряду с действительным половым процессом, у инфузорий также возможна и его своеобразная имитация. При этом ядерный аппарат проходит все этапы, описанные ранее, но все это происходит в одной клетке, без конъюгации и полового партнера. Образовавшиеся гаплоидные пронуклеусы затем сливаются, восстанавливается диплоидный набор хромосом, а затем формируется макронуклеус. Такое «самооплодотворение» называется *автогамией*.

Среди паразитических инфузорий только *балантидий* (Balantidium coli) развивается в организме человека, а болезнь, которую он вызывает, называется *балантидиозом*. Это один из наиболее крупных микроорганизмов (ширина клетки до 70 мкм, а длина до 200 мкм). Он имеет овальную форму, покрыт ресничками и обладает всеми основными структурами, которые характерны

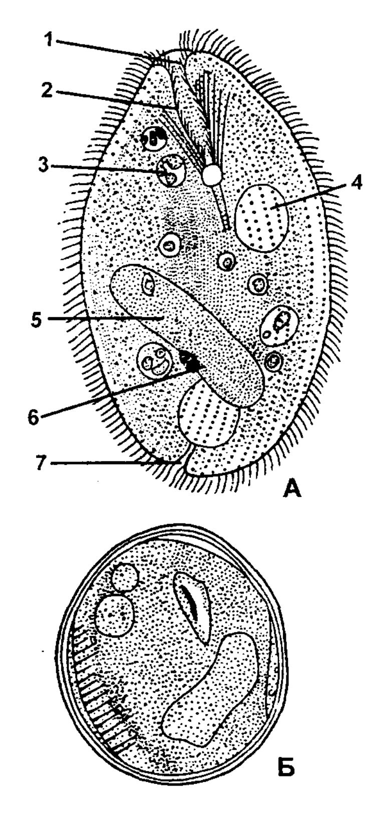


Рис. 42. *Балантидий (Balantidium coli):*
А – вегетативная форма; Б – циста; 1 – цитостом; 2 – цитофарингс; 3 – пищеварительная вакуоль; 4 – выделительная (сократительная) вакуоль; 5 – макронуклеус; 6 – микронуклеус; 7 – анальная пора (порошица) (по Слюсареву и Жуковой)

для инфузорий (рис. 42). В том числе у них есть цитостом, цитофарингс и даже сократительные вакуоли (которые в большинстве случаев паразитам не свойственны).

Заражение человека происходит путем проглатывания цист. Их источником могут быть свиньи, поэтому работники свиноферм болеют чаще. В человеке паразит заселяет толстую кишку. Там из цист выходят вегетативные формы, которые могут жить как комменсалы, питаясь микрофлорой, но иногда разрушают слизистую оболочку кишки и лежащие под ней сосуды. Это приводит к образованию язвы, а в особо тяжелых случаях – даже к перфорации кишечной стенки и последующему перитониту. Болезнь протекает в форме тяжелого колита и сопровождается длительным кровавым поносом.

Класс Сосущие инфузории (Suctoria)

Этот класс образуют простейшие с чрезвычайно своеобразным строением и образом жизни. Во взрослом состоянии они лишены ресничек, но при этом они сохраняют многочисленные базальные тельца, которые перед размножением делятся, отсутствует ротовой аппарат. Эти простейшие ведут сидячий образ жизни, будучи

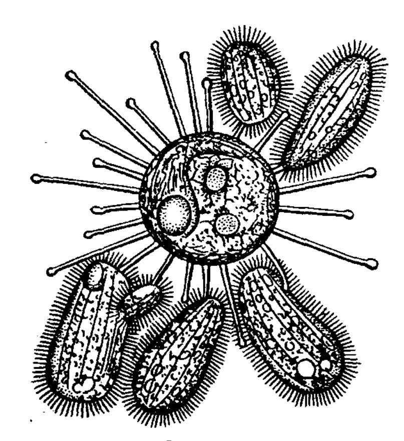


Рис. 43. *Сосущая инфузория сферофрия (Sphaerophrya), высасывающая при помощи своих щупалец одновременно шесть ресничных инфузорий (по Дофлейну)*

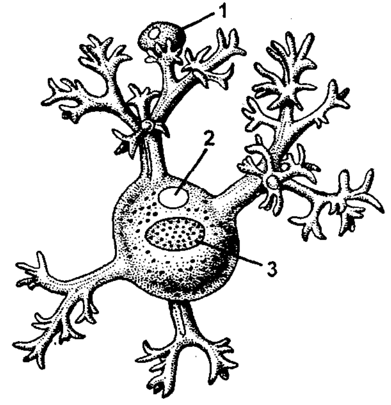


Рис. 44. *Сосущая инфузория дендрокометус парадоксальная (Dendrocometes paradoxum) с разветвленными щупальцами:*
1 – пойманная ресничная инфузория;
2 – сократительная вакуоль;
3 – ядро (макронуклеус) (по Лангу)

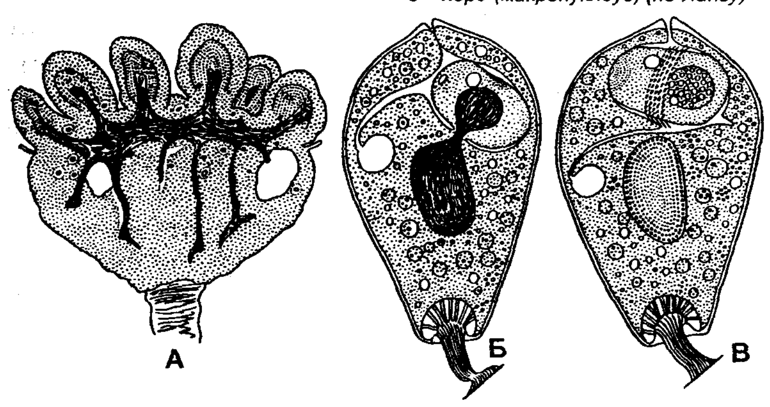


Рис. 45. *Разные формы почкования сосущих инфузорий:*
А – наружное почкование эфелоты (Ephelota gemmipara);
Б, В – две последовательные стадии внутреннего почкования токофрии (Tokophrya cyclopum) (по Коллэну)

прикрепленными к субстрату. Сосущие инфузории являются хищниками, свои жертвы (главным образом, ресничные инфузории и другие простейшие) они захватывают щупальцами, когда те проплывают мимо, и высасывают (рис. 43). Щупальца могут иметь на конце

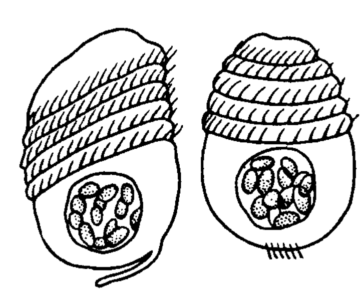


Рис. 46. *Токофрия (Tocophrya quadripartita). Свободные эмбрионы (×100) (по Филипьеву)*

вздутие с отверстием, ведущим во внутренний канал. У некоторых видов щупальца ветвятся (рис. 44).

Половой процесс, как и у ресничных инфузорий, проходит в форме конъюгации, а бесполое размножение осуществляется посредством почкования. При этом сначала на поверхности тела образуется бугорок (наружное почкование) или внутри тела обособляется участок цитоплазмы (внутреннее почкование). В него из цитоплазмы поступает микронуклеус (появившийся в результате митотического деления микронуклеуса родительской инфузории) и фрагмент макронуклеуса (рис. 45). Кроме того, в цитоплазму формирующейся инфузории попадают многочисленные базальные тельца, из которых образуются реснички. Затем молодая инфузория отшнуровывается. Она имеет реснички (рис. 46) и какое-то время активно плавает, после чего пристает к субстрату, сбрасывает реснички и формирует щупальца.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие организмы относятся к царству животные?
2. Чем характеризуются простейшие?
3. Что представляет собой жизненный цикл простейших?
4. Как передвигаются саркодовые?
5. Опишите жизненный цикл дизентерийной амебы.
6. Как происходит половое и бесполое размножение жгутиковых?
7. Чем различаются растительные и животные жгутиконосцы?
8. Какие заболевания вызывают жгутиконосцы?
9. Опишите жизненный цикл малярийного плазмодия.
10. Какие признаки присущи инфузориям?

ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (METAZOA)

ТЕОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

По вполне объективным причинам мы не можем с уверенностью обозначить истинные пути возникновения многоклеточных организмов. Однако на протяжении истории биологии немало ученых пытались ответить на этот вопрос. И в качестве их наследия сегодня существует бесчисленное множество научных и еще больше откровенно ненаучных теорий происхождения многоклеточности. Наиболее известными считаются гипотезы Э. Геккеля, И. И. Мечникова и И. Хаджи.

По мнению немецкого биолога **Эрнста Геккеля** (1874), многоклеточные произошли от высокоорганизованных колониальных простейших шаровидной формы. Эти микроорганизмы не могут считаться многоклеточными, поскольку все клетки у них одинаковые и они расположены в один слой. Появление двухслойности Геккель связывал с процессом инвагинации, по аналогии с известным способом образования двухслойной гаструлы из однослойной бластулы (те же самые события происходят, если проткнуть стенку футбольного мяча и нажать на него). Клетки, оказавшиеся при этом внутри, не могли сохранять свое прежнее строение и функции. Поэтому они должны были видоизмениться и выполнять, главным образом, пищеварительные функции, переваривая пищевые частицы, которые поступали в образовавшуюся первичную кишечную полость. Наружные же клетки сохраняли реснички, с помощью которых такое многоклеточное животное плавало. Геккель назвал свой гипотетический организм *гастреей*.

Несколько иную гипотезу предложил наш соотечественник, один из основателей иммунологии, великий

отечественный ученый **И. И. Мечников.** Он так же, как и Геккель, «производил» многоклеточных из колониальных жгутиконосцев типа вольвокса. Однако возникновение двухслойности он связывал не с инвагинацией стенки внутрь, а с миграцией туда отдельных клеток из наружного слоя. После этого, по мнению ученого, прорывался первичный рот, через который в первичную кишечную полость поступала пища и усваивалась клетками внутреннего слоя. Эти же клетки, по мнению Мечникова, осуществляли половой процесс.

Функцией клеток наружного слоя осталось движение, восприятие сигналов и защита. На такие мысли Мечникова навели данные по гаструляции у низших многоклеточных животных – она осуществляется именно путем миграции, а не инвагинации. Ученый назвал свой гипотетический организм *фагоцителлой*.

Третья из рассматриваемых теорий предполагает возникновение многоклеточных не из колониальных простейших, которые сохраняют немало примитивных черт и к тому же способны к автотрофному питанию, а из наиболее высокоорганизованных, вроде инфузорий.

Наиболее известным сторонником этой идеи считается югославский зоолог **Иован Хаджи**. Он считал, что многоклеточность возникла сразу, путем разделения на клетки специализированных участков цитоплазмы. При этом из сократительных вакуолей вполне могли возникнуть органы выделения, из мионем – мускулатура и т.д. Некоторые другие сторонники похожих взглядов считают, что в качестве прототипа многоклеточных могли служить многоядерные плазмодии с ядрами разных типов (вегетативные, генеративные). В этом случае появление клеток связывают с одномоментным обособлением цитоплазмы вокруг ядер плазмодия.

ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (COELENTERATA)

Кишечнополостные являются водными двухслойными многоклеточными животными с радиальной симметрией тела. Истинно многоклеточными их можно назвать потому, что у них происходит четкая дифференцировка клеток, которые происходят из двух зародышевых листков – эктодермы и энтодермы. Радиальной симметрия тела называется потому, что вокруг продольной оси животного можно провести неограниченное количество плоскостей и каждая из них будет делить тело на две симметричные половины. Кроме кишечнополостных, радиальной симметрией в животном мире обладают еще гребневики, которые мы здесь не рассматриваем. Остальные животные имеют билатеральную симметрию тела, при которой вокруг продольной оси можно провести только одну плоскость (сагиттальную), которая разделит тело на две равные половины – правую и левую, тогда как все остальные плоскости будут делить тело на несимметричные половины (например, верхнюю и нижнюю или переднюю и заднюю).

В зависимости от того, какие размеры – продольные или поперечные – преобладают, кишечнополостных разделяют на два основных морфологических типа. У *полипов* преобладают продольные размеры, а у *медуз* – поперечные. Медузы ведут одиночный образ жизни, а полипы могут быть как одиночными, так и колониальными (большинство полипов) формами. При этом колонии могут состоять из одинаковых особей (мономорфные) или из разных (полиморфные). Все колонии начинают свое развитие с одной особи, которая в дальнейшем почкуется, образовавшиеся новые особи не отделяются, а остаются связанными между собой. Колонии разных кишечнополостных могут быть весьма многочисленными и насчитывать тысячи особей. Медузы всю жизнь проводят, свободно плавая в толще воды, и переносятся водными потоками на значительные расстояния, следовательно, они входят в состав макропланктона. Большинство из них живут в соленой воде, но есть и пресноводные формы

(всего четыре вида, например краспедакуста). Одиночные полипы ведут прикрепленный к донному субстрату образ жизни, хотя большинство из них способны медленно перемещаться. Колониальные формы полипов, как правило, фиксированы на субстрате более жестко и не способны перемещаться по дну. Хотя и здесь можно найти исключения – колониальные сифонофоры ведут свободноплавающий образ жизни.

Независимо от морфологического типа, общий план организации тела у кишечнополостных одинаков: они представляют собой двухслойный мешок с одним отверстием, которое сообщает гастральную полость с окружающей средой (рис. 47). Наружный слой — эктодерма, а внутренний – энтодерма, оба слоя разделены бесструктурной *мезоглеей*, в которой могут быть обнаружены клеточные элементы. В зависимости от функциональной специализации клетки *эктодермы* подразделяются на кожно-мускульные, стрекательные, нервные и интерстициальные, или промежуточные (это стволовые клетки, из них образуются все другие клеточные типы). *Энтодерма* состоит из клеток двух типов: жгутиковых и железистых. Дифференцировка клеток позволяет говорить

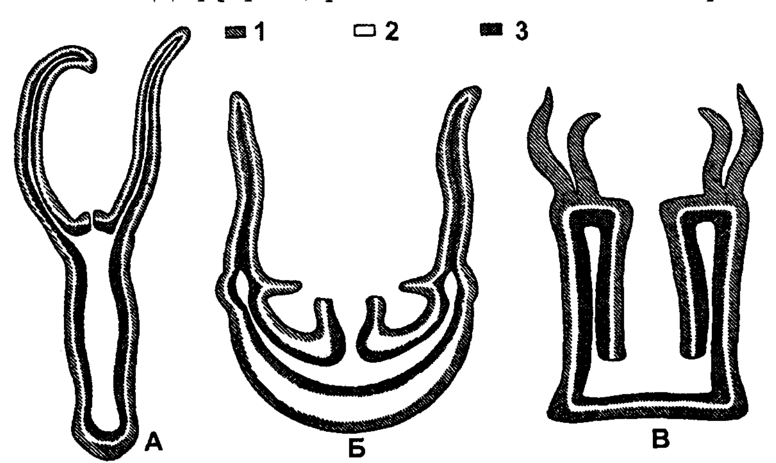


Рис. 47. *Схема, показывающая сходство основного плана строения гидры, медузы и актинии:*
А – гидра; Б – медуза (перевернута); В – актиния; 1 – эктодерма; 2 – мезоглея; 3 – энтодерма (по К. Вилли и соавт.)

о появлении у кишечнополостных тканей. Однако следует помнить, что клетки у них обычно не образуют значительных скоплений, как это происходит в тканях других, более высокоорганизованных животных. В этом отношении клеточная организация кишечнополостных скорее напоминает сложные ткани растений, у которых клетки разных типов также перемежаются между собой.

Кишечнополостные размножаются половым и бесполым способами. *Бесполое размножение* осуществляется путем почкования и стробиляции (подробнее об этом сказано ниже). Особо следует подчеркнуть феноменальную способность этих животных к регенерации – восстановлению утраченных частей тела. Именно эта способность обусловила название одного из классов типа – гидрозои. Они названы в честь мифической лернейской гидры, с которой сражался Геракл. Согласно преданию, когда герой отрубал у гидры одну голову, у нее тут же вырастали две других, что сильно мешало Гераклу справиться с чудовищем. Эта аналогия возникла у швейцарского ученого **Абрама Трамбле** (1742) после серии опытов, связанных с регенерацией у пресноводной гидры, когда исследователь разрезал животное на куски и наблюдал, как из каждого из них возникает новая гидра (таким образом, А. Трамбле можно считать основоположником учения о регенерации). Более того, Трамбле еще выворачивал гидру наизнанку, и она выживала. Как потом выяснили, животное при этом не вворачивалось обратно, просто клетки энтодермы и эктодермы мигрировали в подобающую им область. Способность кишечнополостных восстанавливать части тела также делает их похожими на растения, для которых такое свойство является обычным явлением.

Половое размножение свойственно всем кишечнополостным. Гонады у гидрозоев имеют эктодермальное происхождение, а у сцифоидных медуз и кораллов – энтодермальное. При этом образуется двухслойная личинка – *планула*, которая имеет полость, но лишена ротового отверстия. Кроме того, планула покрыта ресничками, благодаря чему способна активно плавать.

Тип составляют примерно 9000 видов. Все они ведут водный образ жизни, заселяя водоемы с соленой и пресной водой. В типе выделяют три класса: гидроидные, сцифоидные медузы и кораллы (коралловые полипы).

Класс Гидроидные (Hydrozoa)

Наиболее известным представителем этого класса является гидра. Впервые ее наблюдал **Антони Ван Левенгук.** В настоящее время мировая фауна насчитывает 29 видов гидр, из них 8 видов встречаются в пресных водоемах стран СНГ. Гидра представляет собой небольшой полип (около 1 см длиной) с более или менее правильной цилиндрической формой. Ее тело представляет собой двухслойный мешок с одним отверстием – ртом, который окружает венчик щупалец (6 – 12). Вытянутые щупальца гидры в 3 – 4 раза превышают длину тела. Вся верхняя часть животного, несущая ротовое отверстие и щупальца, называется *гипостомом*. После него следует относительно широкая

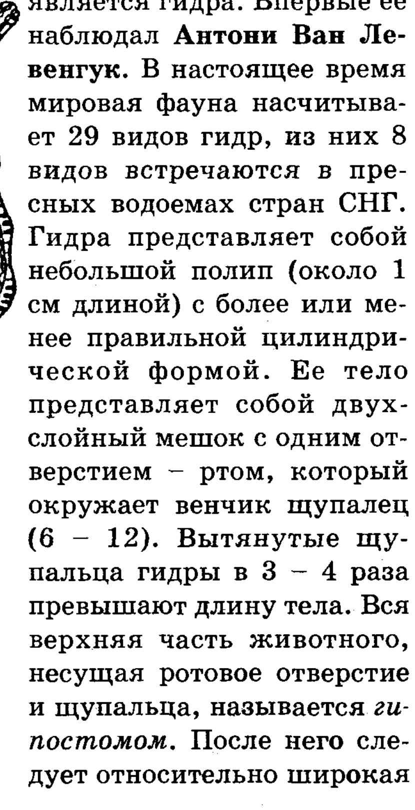


Рис. 48. *Продольный разрез стебельчатой гидры (Hydra oligactis):*
1 – ротовой конус (гипостом); 2 – ротовое отверстие; 3 – мужские гонады; 4 – гастральная полость; 5 – яйцеклетка; 6 – подошва; 7 – стебелек; 8 – почка; 9 – желудочный отдел (по Бриану)

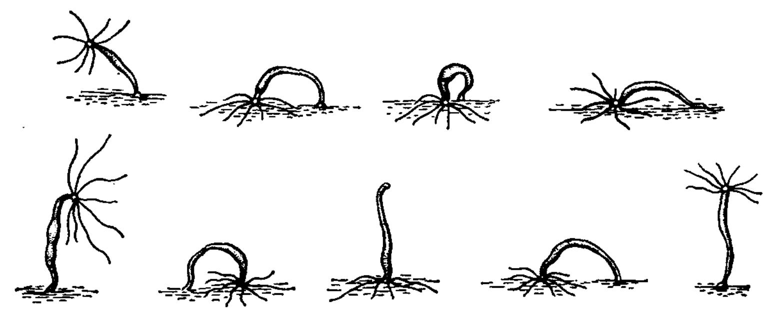
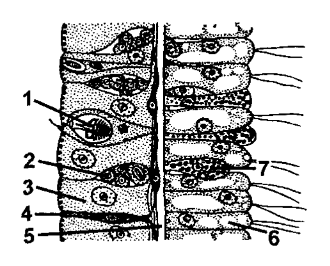


Рис. 49. *Последовательные стадии передвижения гидры (по Трамбле)*

Рис. 50. *Участок среза гидры (Hydra oligactis) при большом увеличении:*
1 – стрекательные клетки;
2 – интерстициальные клетки;
3 – эктодермальные эпителиально-мускульные клетки;
4 – нервные клетки; 5 – базальная мембрана; 6 – энтодермальные эпителиально-мускульные клетки;
7 – железистые клетки (по Кестнеру)



часть тела – *желудочный отдел*, который переходит в более узкий *стебелек*, заканчивающийся *подошвой* (рис. 48). С помощью подошвы гидра прикрепляется к субстрату, но не навсегда – она способна медленно передвигаться, скользя на подошве, или относительно быстро посредством «кувырков» (рис. 49).

Эктодерма состоит из эпителиально-мускульных, стрекательных, нервных и промежуточных клеток (рис. 50). Наиболее многочисленными являются эпителиально-мускульные, названные за то, что в их базальной части имеется мышечное волоконце, ориентированное по продольной оси тела (рис. 51). Поэтому при сокращении этих клеток гидра укорачивается. Высота клеток неодинакова и зависит от расположения в теле: на щупальцах они короткие,

Рис. 51. *Эктодермальная эпителиально-мускульная клетка гидры (Hydra oligactis) (по Роскину)*

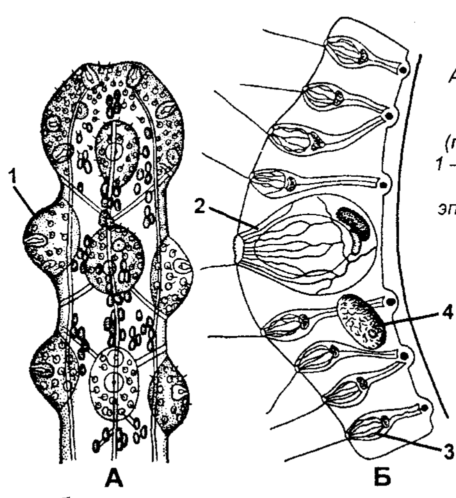


Рис. 52. *Книды и их строение:* *А – батареи книд на щупальце гидры (по Корда); Б – схема строения батареи книд (по Бялашевичу из кн. Канаева); 1 – батарея книд; 2 – пенетранта; 3 – вольвенты; 4 – ядро эпителиально-мышечной клетки*

а на остальном теле высота намного превышает ширину.

Стрекательные клетки являются характерной особенностью всех кишечнополостных. У гидры они разбросаны по всему телу, но наиболее многочисленны на щупальцах, где образуют бугорки, называемые батареями (рис. 52). Несколько меньше стрекательных клеток в эктодерме желудочного отдела, а в области гипостома и стебелька их очень мало. Стрекательные клетки (как и все остальные) образуются из промежуточных, или интерстициальных, клеток, но, сформировавшись, они внедряются внутрь эпителиально-мускульных клеток, составляя батареи. Каждая батарея при этом включает от 3 до 15 стрекательных клеток.

Каждая стрекательная клетка имеет капсулу, которую еще называют *книдой*, или *нематоцистой*. В капсуле находится спирально скрученная полая нить, а наружу клетки выдается чувствительный волосок – книдоциль, окруженный микроворсинками (рис. 53). Прикосновение к книдоцилю вызывает его отклонение в сторону, при этом он задевает микроворсинки, что вызывает возбуждение клетки и является сигналом для выброса нити из капсулы.

Морфологически выделяют три типа стрекательных клеток: *пенетранты*, *глютинанты* и *вольвенты* (рис. 54). Самыми крупными являются пенетранты. Их задача состоит в том, чтобы пробить покровы добычи. Для этого в тело жертвы сначала втыкаются сложенные вместе три стилета, которые затем разворачиваются

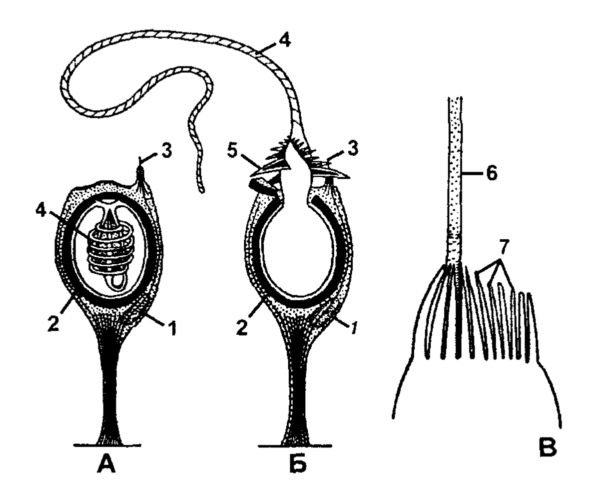


Рис. 53. *Стрекательные клетки:*
А – в покоящемся состоянии; Б – с выброшенной стрекательной нитью (по Кюну); В – строение книдоциля (по Слаутербаку); 1 – ядро; 2 – стрекательная капсула; 3 – книдоциль; 4 – стрекательная нить с шипиками; 5 – шипы; 6 – жгутик; 7 – микроворсинки

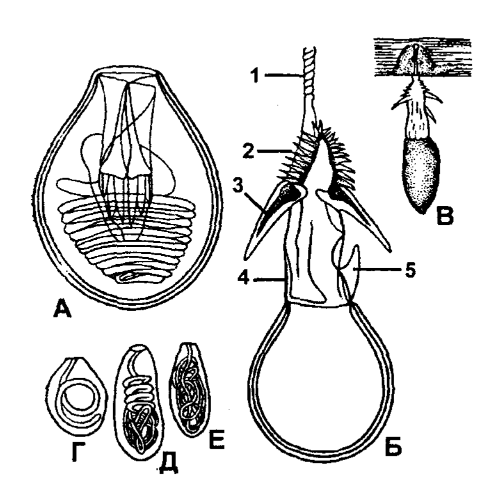
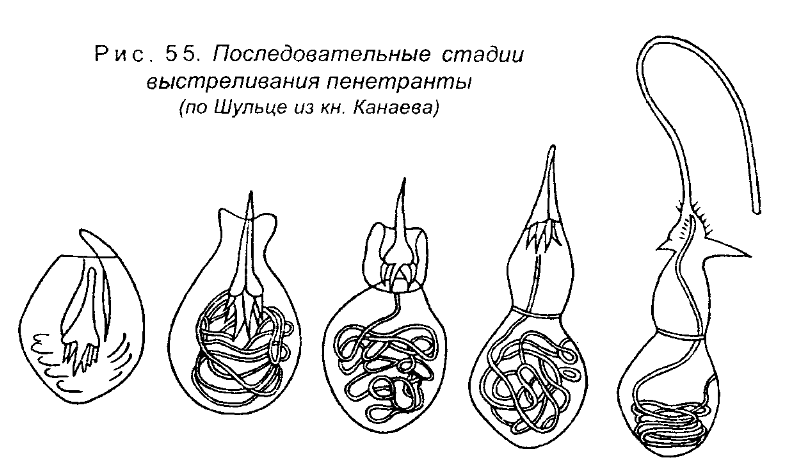


Рис. 54. *Различные типы стрекательных капсул (Hydra oligacfis):*
А – пенетранта с невыброшенной стрекательной нитью; Б – пенетранта с выброшенной стрекательной нитью; В – пенетранта, стрекательная нить которой внедрилась в покровы добычи; Г – вольвента; Д – глютинанта стрептолина; Е – глютинанта стреолина; 1 – стрекательная нить; 2 – шипики; 3 – стилеты; 4 – шейка; 5 – крышечка (по Шульце)


Рис. 55. *Последовательные стадии выстреливания пенетранты (по Шульце из кн. Канаева)*

назад, тем самым расширяя отверстие и закрепляясь в покровах. После этого в рану выстреливает нить, которая вносит в тело жертвы ядовитые вещества, парализуя ее (рис. 55, см. рис. 54-Б, 54-В). Глютинанты имеют меньшие размеры, чем пенетранты. Их делят на две группы – малые и большие. Малые глютинанты (стереолины) выбрасывают липкую нить без шипиков (см. рис. 54-Е). Полагают, что этот тип стрекательных клеток не служит нападению, а помогает гидре передвигаться, приклеиваясь к субстрату в процессе движения. Нить больших глютинантов (стрептолин) имеет мелкие, спирально уложенные шипики, которые, по-видимому, выполняют защитную функцию (см. рис. 54-Д). Самыми мелкими из стрекательных клеток являются вольвенты (см. рис. 54-Г), имеющие относительно короткую нить. При выстреливании такая нить обвивает неровности покровов жертвы и тем самым ограничивает ее подвижность. Этому также способствуют небольшие шипики, загнутые назад, которые покрывают нить.

Различные стрекательные клетки демонстрируют привязанность определенным участкам тела гидры (табл. 1). Все стрекательные клетки выстреливают нить лишь один раз и вскоре после этого погибают.

Нервные клетки расположены в эктодерме диффузно, однако более часто они встречаются вокруг рта и на подошве. Отростки нервных клеток сообщаются между собой, образуя субэпителиальное сплетение

Таблица соотношения разных типов книд в различных отделах тела гидр, %
(по Ю. И. Полянскому)

Область тела	Пенетранты	Глютинанты	Вольвенты
1. Щупальца	28	7	65
2. Гипостом и передняя гастральная часть тела	30	65	5
3. Гастральная	44	56	0
4. Ножная	100	0	0

(рис. 56). Такой *диффузный тип нервной системы* является наиболее примитивным в животном мире, поскольку все клетки находятся на поверхности и, следовательно, слабо защищены. Кроме того, диффузное рассредоточение нервных элементов не позволяет сформироваться более или менее крупным скоплениям нервной ткани, следовательно, у гидры отсутствуют нервные центры. Однако даже это позволяет гидре реагировать на изменения внешней среды, она даже способна вырабатывать условные рефлексы.

Интерстициальные, или *промежуточные, клетки* имеют небольшие размеры, обычно они оказываются окруженными другими клетками, чаще всего эпителиальными (см. рис. 50). Функционально они являются стволовыми, поэтому промежуточные клетки всегда остаются недифференцированными. Именно они дают начало всем другим клеточным элементам (как эктодермы, так и энтодермы). Однако следует отметить, что эпителиально-мускульные и железистые клетки энтодермы способны делиться, увеличивая свою популяцию.

Энтодерма состоит из клеточных элементов двух основных типов: эпителиально-мускульных пищеварительных и железистых клеток (рис. 57, см. рис. 50). Первые

Рис. 56. *Схема расположения нервных клеток в теле гидры (по Гессе)*

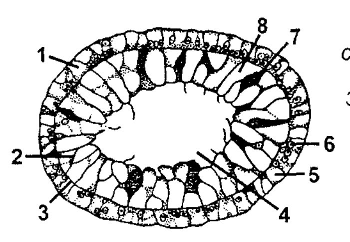


Рис. 57. *Поперечный разрез стебельчатой гидры (Hydra oligactis): 1 – эктодерма; 2 – энтодерма; 3 – базальная мембрана; 4 – гастральная полость; 5 – эктодермальные эпителиально-мускульные клетки; 6 – интерстициальные клетки; 7 – железистые клетки; 8 – эпителиально-мускульные эндотелиальные клетки (по Ю. И. Полянскому)*

имеют мускульные волокна, расположенные перпендикулярно продольной оси тела, поэтому их сокращение приводит к сужению тела гидры, т.е. они являются антагонистами аналогичных клеток эктодермы. На апикальной (обращенной в полость) стороне этих клеток имеется один – три жгутика. Железистые клетки бывают двух типов – ацидофильные и базофильные. Они выделяют в пищеварительную полость литические ферменты, расщепляющие органические макромолекулы до мономеров. В энтодерме, кроме того, имеется небольшое количество промежуточных клеток.

Эктодерма и энтодерма разделены тонким слоем бесструктурной мезоглеи, которую еще называют базальной мембраной.

Питание гидры. Гидра – прожорливый хищник, она питается мелкими водными животными, в основном рачками: дафниями, циклопами, а также простейшими. По сведениям отечественного зоолога **Герда** (1953), гидра может успешно охотиться даже на мелких рыб. Свою добычу животное парализует стрекательными клетками, после чего подтягивает щупальцами к ротовому отверстию и заглатывает. При этом диаметр ротового отверстия значительно увеличивается, превосходя диаметр тела в несколько раз. Усвоение питательных веществ осуществляется двумя способами. Во-первых, пищевые частицы могут непосредственно захватываться клетками, имеющими жгутики, путем фагоцитоза и расщепляться в цитоплазме с помощью ферментов лизосом. Это *внутриклеточное пищеварение*, напомним, что оно было свойственно еще

простейшим и в целом любая животная клетка способна к фагоцитозу. Во-вторых, у гидр (и других кишечнополостных) с возникновением полости появилась возможность в *полостном пищеварении*. Оказавшись в пищеварительной полости, проглоченное животное подвергается воздействию гидролитических ферментов, которые выделяют железистые клетки энтодермы. После этого органические вещества всасываются клетками энтодермы и через мезоглею диффундируют в эктодерму. По данным исследователей, гидра может усваивать белки, жиры и полисахариды животного происхождения (гликоген), однако она не способна перерабатывать растительный крахмал. Непереваренные структуры (например, хитиновые части рачков) выводятся из пищеварительной полости также через ротовое отверстие.

От характера пищи зависит окраска гидры – животное может быть почти бесцветным, серым, бурым, зеленым. Интересно, что зеленый цвет определяется одноклеточными водорослями зоохлореллами, которые живут в теле гидры как симбионты. При этом гидра получает от водоросли кислород, которого в мутной воде недостаточно, а зоохлорелла потребляет вырабатываемые гидрой в процессе жизнедеятельности вещества (углекислый газ, аммиак), которые вредны для гидры.

Размножение и развитие. Гидры размножаются бесполым и половым путями. *Бесполое размножение* осуществляется посредством *почкования*, которое наблюдал еще А. Ван Левенгук. При этом на средней части тела, которую называют поясом почкования, периодически образуются бугорки, которые развиваются в молодых гидр (рис. 58). Постепенно на вершине бугорка прорывается рот и образуются щупальца (обычно в меньшем количестве, чем у материнского организма). Некоторое время молодая гидра сохраняет связь с родительской особью, после чего разделяется и живет самостоятельно. Почкование у гидр обычно идет летом при теплой погоде и обильной пище, причем одновременно могут развиваться по две-три почки.

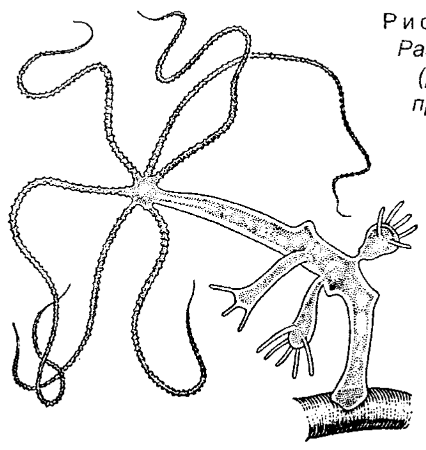


Рис. 58. *Стебельчатая гидра. Различные стадии почкования (рисунок с живого объекта при небольшом увеличении) (по Ю. И. Полянскому)*

К *половому размножению* животные приступают осенью с наступлением холодов. Пресноводные гидры являются раздельнополыми, но среди других видов имеются и гермафродиты. Гаметы у всех гидроидных образуются из интерстициальных (промежуточных) клеток эктодермы (у других кишечнополостных – из энтодермы), при этом у самцов они многократно делятся и образуют скопления спермотозоидов, а у самок каждая промежуточная клетка дает начало одной яйцеклетке. Там, где идет гаметогенез, образуются вздутия эктодермы, которые называют гонадами. При этом мужские гонады располагаются в верхней, а женские – в нижней части тела гидры (рис. 59). Оплодотворение яйцеклеток происходит осенью в теле матери, после чего они покрываются плотной оболочкой и в таком состоянии зимуют, а родительский организм к зиме погибает. Весной из покоящихся оплодотворенных яиц развиваются молодые гидры. Следует отметить, что половое размножение, вероятнее всего, стимулирует понижение температуры окружающей

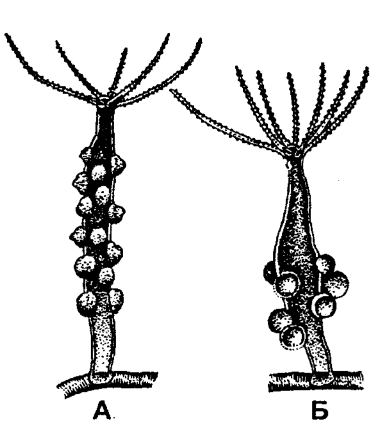
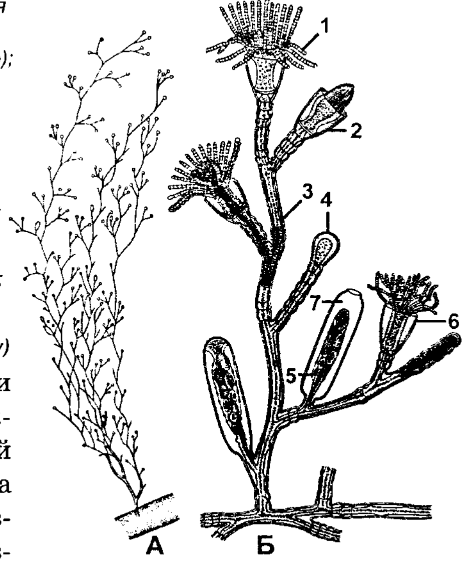


Рис. 59. *Стебельчатая гидра (Hydra oligactis) при небольшом увеличении: А – с мужскими гонадами; Б – с женскими гонадами (по Ю. И. Полянскому)*

Рис. 60. *Гидроид обелия (Obelia):*
А – колония (слегка увеличено); Б – отдельная веточка колонии (несколько схематизировано, часть особей колонии изображена в разрезе); 1 – гидрант в расправленном состоянии; 2 – сократившийся гидрант; 3 – тека; 4 – почка; 5 – бластостиль с развивающимися медузами; 6 – гидротека; 7 – гонотека (участок теки, одевающий бластостиль) (по Абрикосову)



воды, поскольку, если гидру содержать в аквариуме с теплой водой и обильно кормить, она будет всю зиму активной и продолжать размножаться почкованием.

Врагов у гидры немного, и самый опасный из них – это поедающий гидр прудовик. Кроме того, на гидрах паразитируют некоторые грибки.

Колониальные гидроидные полипы. Большинство гидроидных полипов ведут колониальный образ жизни. Колония формируется из одной особи в результате почкования последней (рис. 60). При этом дочерние полипы не отрываются, а навсегда остаются связанными с родительским и в дальнейшем сами приступают к почкованию, в результате этого возникают древовидные колонии, состоящие из нескольких сотен и даже тысяч особей – *гидрантов* (рис. 61). Соседние гидранты связаны между собой полыми трубочками – *ценосарком*, или *гидрокаулюсом*. Общая пищеварительная полость всей колонии в целом называется *энтероном*. Снаружи колония покрыта хитиновым экзоскелетом – *перисарком*, или *передирмом*, который либо покрывает только трубочки ценосарка (подотряд Athecata), или продолжается на гидрантов и расширяется вокруг них, образуя чашеобразную *гидротеку* (подотряд Thecaphora).

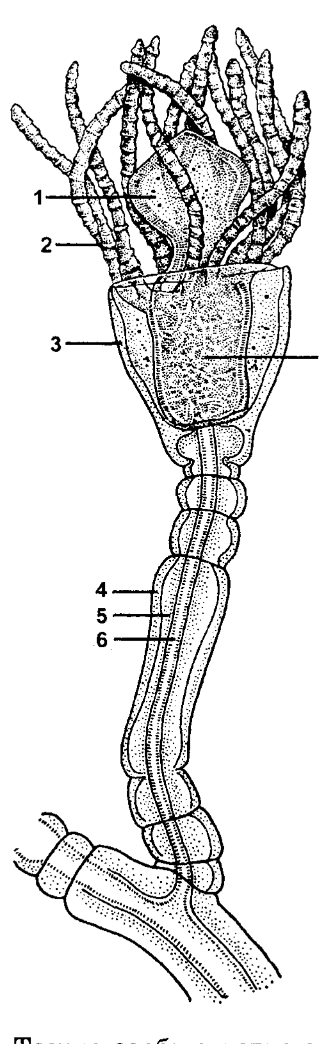


Рис. 61. *Обелия (Obelia geniculata) (×25) (ориг.):*
1 – ротовой хоботок; 2 – щупальца; 3 – гидротека; 4 – перидерм; 5 – ценосарк; 6 – канал в стебельке; 7 – гастральная полость полипа (по Ю. И. Полянскому)

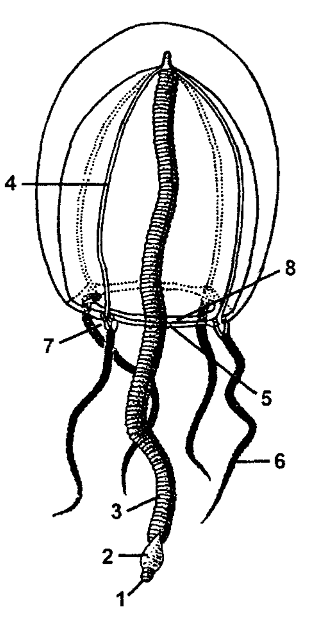
У последних гидрант при раздражении полностью скрывается в гидротеке. Посредством стелющихся отростков – *гидроризы* – колония прочно прикрепляется к субстрату и не способна перемещаться. Тканевая организация гидрантов не имеет принципиальных отличий от рассмотренной ранее пресноводной гидры.

Преимуществом колониальной организации является высокая эффективность питания и защиты. Гидранты колонии охватывают значительно больший объем воды, а многочисленные стрекательные клетки на щупальцах исключают освобождение добычи. Захваченная пища становится достоянием всей колонии, поскольку питательные вещества через каналы переносятся от одного гидранта к соседним. Также сообща легче защищаться от врагов.

Размножение колониальных гидроидных происходит со сменой полипоидного и медузоидного поколений. Причем полипы размножаются только бесполым путем, а медузы – половым.

Образование медуз начинается с формирования видоизмененных полипов – *бластостилей*, имеющих более крупные размеры. По бокам от него формируются

Рис. 62. *Гидроидная медуза сарсия (Sarsia):*
1 – рот; 2 – ротовой стебелек с расположенной на нем гонадой (3); 4 – радиальные каналы; 5 – кольцевой канал; 6 – щупальца; 7 – глазки; 8 – парус (по А. Наумову)



почкозачатки медуз, которые превращаются в маленьких медуз и со временем отрываются от колонии. Медузы способны плавать и ведут свободный образ жизни. Как мы уже говорили, общий план строения медуз и полипов имеет принципиальное сходство, при этом медуза напоминает перевернутый полип. Тело медузы сплюснуто относительно продольной оси и имеет вид зонтика или колокола (рис. 62, 63). Выпуклая наружная сторона называется эксумбреллой, а вогнутая внутренняя – субумбреллой.

Для всех медуз характерно наличие между эктодермой и энтодермой мощного слоя мезоглеи, в которой также встречаются малочисленные клеточные элементы, что позволило некоторым исследователям провести аналогию с мезодермой более высокоорганизованных животных. Отличительной особенностью гидроидных медуз является наличие у них кольцевидной перепонки по краю колокола – *паруса*.

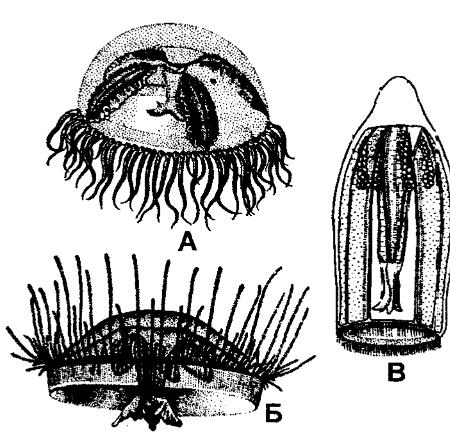


Рис. 63. *Различные гидрозои (Hydrozoa):*
А – ядовитая медуза крестовик (Gonionemus); Б – пресноводная медуза Craspedacusta; В – трахимедуза Aglantha (по Наумову)

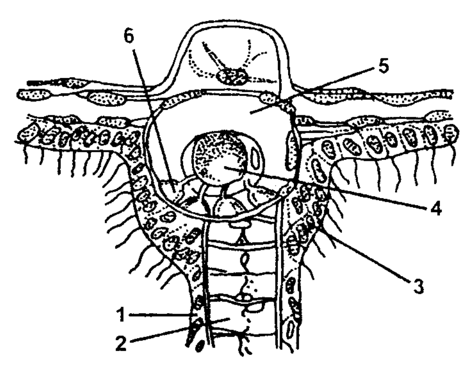


Рис. 64. Обелия (Obelia polystila) – основание щупальца и статоцист:
1 – эктодерма щупальца;
2 – энтодерма;
3 – статоцист;
4 – статолит; 5 – полость статоциста;
6 – чувствительные клетки (по О. Гертвиг и Р. Гертвиг)

По периферии диска также расположены многочисленные щупальца, несущие у основания большое количество стрекательных клеток и органы равновесия – *статоцисты* (рис. 64). Последние представляют собой замкнутые пузырьки, заполненные жидкостью и выстланные чувствительным эпителием. Внутри каждого пузырька (а их у медузы восемь) находятся кусочки карбоната кальция ($CaCO_3$), выполняющие роль статолитов. При изменении положения тела медузы в пространстве статолиты смещаются и оказывают воздействие на стереоцилли (волоски) сенсорных клеток, которые вызывают мышечные сокращения, приводящие к восстановлению нормального положения. У некоторых гидроидных медуз имеются глазки. У более примитивных они представлены глазными пятнами, в которых клетки эктодермы дифференцированы на пигментные и чувствительные (ретинальные). В более сложно устроенных глазках пигментные клетки уходят в глубь образовавшихся ямок, у некоторых, кроме того, в глазке имеется светопреломляющая линза – хрусталик.

У медуз значительно более сложно (по сравнению с полипами) устроена нервная система. Кроме обычного сплетения, происходит концентрация нервных клеток по периферии зонтика, где они образуют два нервных кольца. Одно из них – наружное – иннервирует статоцисты и глазки, а другое – внутреннее – управляет работой мышечных фибрилл.

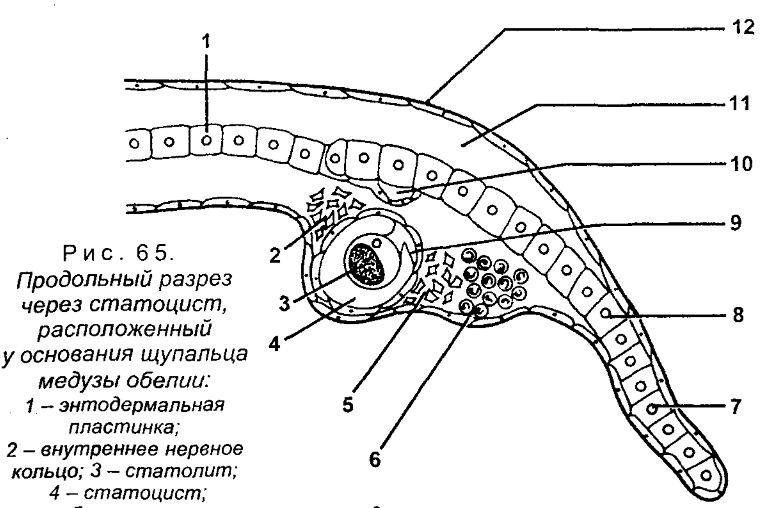


Рис. 65. *Продольный разрез через статоцист, расположенный у основания щупальца медузы обелии:*
1 – энтодермальная пластинка; 2 – внутреннее нервное кольцо; 3 – статолит; 4 – статоцист; 5 – наружное нервное кольцо; 6 – интерстициальные клетки; 7 – адрадиальное щупальце; 8 – энтодерма; 9 – чувствительный отросток статоциста; 10 – кольцевой канал; 11 – мезоглея; 12 – эктодерма (по Н. Грину и соавт., с изменениями)

Снизу выделяется длинный *ротовой стебелек*, или *хоботок* (*манубриум*), который имеет на конце ротовое отверстие, окруженное четырьмя лопастями – щупальцами. После ротового отверстия начинается *глотка*, продолжающаяся в *желудок*, от которого к периферии купола отходят четыре *радиальных канала*. По свободному краю купола между наружным и внутренним нервными кольцами проходит *кольцевой канал* (рис. 65), соединяющий все четыре радиальных канала.

Гидроидные медузы представляют собой половое поколение, по мере роста у них формируются по четыре половых железы (гонады), расположенные под радиальными каналами. Предшественники половых клеток образуются в эктодерме ротового стебелька, затем они мигрируют в гонады и делятся мейозом, производя гаплоидные половые клетки. Поскольку медузы раздельнополые, у них образуются гаметы лишь одного типа – мужские или женские. Выход гамет осуществляется путем разрыва стенки гонады, и вскоре после этого медуза погибает.

Оплодотворение происходит в воде. Зигота приступает к дроблению, и вскоре образуется однослойная продолговатая бластула. Гаструляция совершается путем миграции клеток внутрь бластоцеля, который со временем полностью заполняется клетками — предшественницами энтодермы. Затем часть внутренних клеток отмирает, и на их месте образуется полость – будущая пищеварительная полость. В это время личинка снаружи покрыта ресничками, с помощью которых она свободно плавает, и называется *планулой*. Вскоре личинка оседает на дно и превращается в молодого полипа. При этом у нее полностью формируется гастральная полость, прорывается ротовое отверстие и образуются щупальца. После этого полип приступает к почкованию, и со временем образуется новая колония полипов.

Среди колониальных полипов также встречаются и свободноплавающие формы – *сифонофоры* (*греч.* siphon – трубка, phoros – несущий). Эти колонии состоят из полого ствола и сидящих на нем полипов различного строения (рис. 66). Вся колония подвешена в воде благодаря

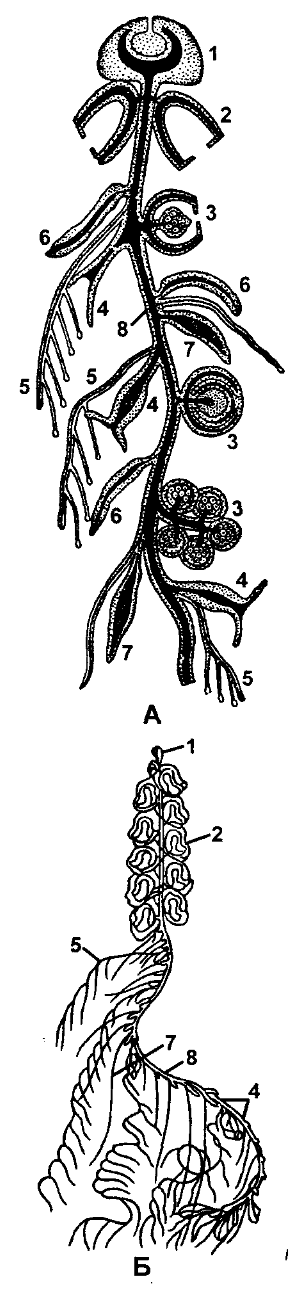


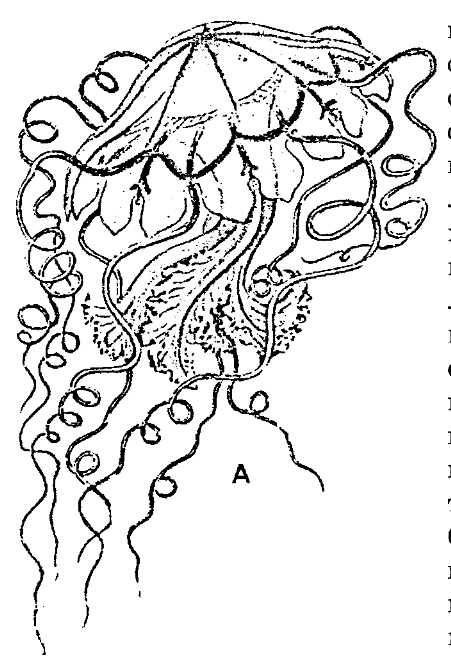
Рис. 66. *Схема строения сифононофор:*
А – продольный разрез тела сифонофоры;
Б – сифонофора халистемма (Halistemma);
1 – пневматофор; 2 – плавательный колокол (нектофор); 3 – половая особь (гонофор); 4 – кормящий полип (гастрозоид); 5 – арканчик; 6 – кроющая пластинка; 7 – выделительный полип со щупальцем (пальпон); 8 – ствол колонии (А – по Холодковскому, Б – по Деляжу и Эруару)

наличию в верхней части ствола пузыря, заполненного газом – *пневматофора*. Количество газа в пузыре может изменяться, поэтому колония способна регулировать глубину погружения. Это обстоятельство весьма полезно для сифонофор, поскольку позволяет им опускаться и подниматься в толще воды в соответствии с перемещениями планктона, которым они питаются, или укрываться в глубине во время шторма. Сифонофоры могут активно плавать за счет мышечного сокращения куполов *нектофоров*, или *плавательных колоколов*, расположенных под пузырем (они очень похожи на медуз). Питание колонии осуществляют *гастрозоиды* (*греч.* gaster, gastros – живот, желудок, zoon – животное), единственное разветвленное щупальце которых снабжено многочисленными стрекательными клетками. Выделение ненужных веществ производят *пальпоны*, каждый из которых снабжен неразветвленным щупальцем.

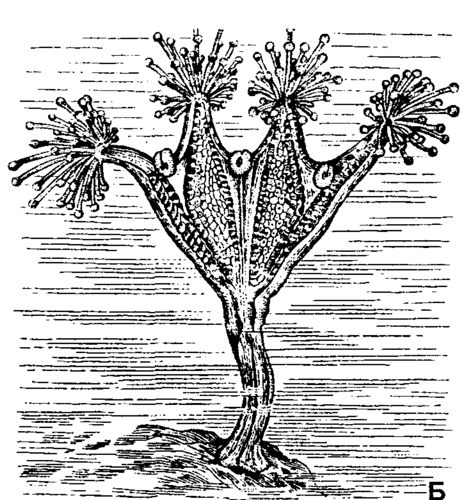
Размножение осуществляют *гонофоры* (*греч.* gone, gonos – рождение, семя, phoros – несущий), организованные как медузы, но не отрывающиеся от колонии. Каждый гонофор образует половые железы только одного пола – мужского или женского, однако в колонии всегда имеются гонофоры обоих полов. После оплодотворения образуется личинка – *планула*, которая в дальнейшем развивается в почкующийся полип.

Класс Сцифоидные медузы (Scyphozoa)

Представители этого класса (около 200 видов) заселяют все моря и океаны и в большинстве своем свободно плавают в толще воды, хотя некоторые ведут прикрепленный образ жизни (рис. 67). По строению сцифоидные медузы очень похожи на гидроидных медуз, однако они не имеют паруса. Размеры обычно более крупные, например, поперечник зонтика цианеи (Cyanea capillata) достигает двух метров. Гастральная полость устроена более сложно. Желудок имеет четыре кармановидных выпячивания, кроме того, для увеличения



поверхности в желудок с четырех сторон вдаются валики, от которых отходят гастральные нити. От объемного желудка к периферии расходятся радиальные каналы, которых у более примитивных форм всего четыре, а у более сложно организованных медуз они последовательно ветвятся на каналы второго и третьего порядков (рис. 68, 69). Как и у гидроидных медуз, радиальные каналы впадают в кольцевой канал.



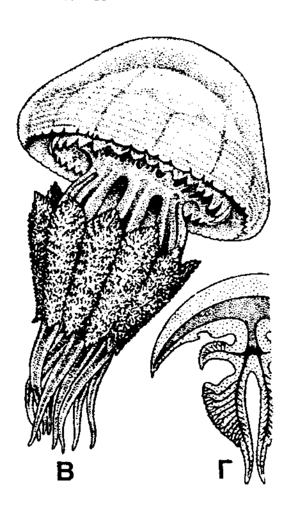


Рис. 67. *Представители сцифомедуз:*
А – сцифоидная медуза Floresca parthenia; Б – сидячая медуза Haliclystus (вид сбоку); В – корнеротая медуза Rhizostoma puimo; Г – схема продольного разреза корнеротой медузы (А – по Геккелю; Б, В, Г – по Деляжу и Эруару)

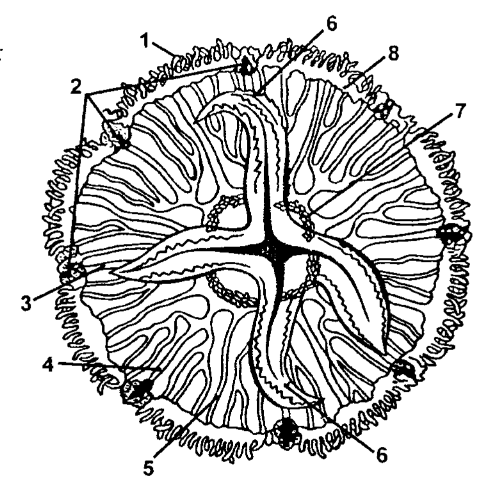


Рис. 68. *Aurelia aurita со стороны субумбреллы:*
1 – щупальца; 2 – краевое тельце (ропалия); 3 – перрадиальный (ветвящийся) канал; 4 – интеррадиальный (ветвящийся) канал; 5 – адрадиальный (неветвящийся) канал; 6 – ротовая лопасть; 7 – гастральные нити в карманах желудка; 8 – кольцевой канал (по Кюкенталю)

Рис. 69. *Схема строения сцифоидной медузы:*
1 – ротовые лопасти; 2 – ротовое отверстие; 3 – щупальца; 4 – ропалий; 5 – кольцевой канал; 6 – радиальный канал; 7 – гонада; 8 – гастральные нити; 9 – желудок; 10 – эксумбрелла; 11 – субумбрелла; 12 – мезоглея. Эктодерма показана штриховкой, энтодерма – черным (из Байера)

По краям зонтика медузы располагаются многочисленные полые щупальца различной длины (у аурелии они короткие, у других – очень длинные, например, щупальца цианеи достигают 15 м, а дримонема способна одновременно фильтровать добычу на площади 150 м^2). Некоторые щупальца видоизменяются в *ропалии*, или в краевые тельца (обычно их восемь). В ропалиях располагаются чувствительные структуры – простые глазки (глазные пятна) и более сложные глазные пузыри с хрусталиком, позволяющие различать свет и тьму, а также статоцисты (рис. 70). Еще более сложна нервная система – наряду с нервным кольцом, впервые образуются узловые скопления нервных элементов (ганглии), количество которых соответствует числу ропалиев.

Сцифоидные медузы раздельнополы. Половые железы у них имеют энтодермальное происхождение и развиваются в карманах желудка. Половые клетки выходят через рот. После оплодотворения и дробления появляется планула, которая передним концом оседает на донный субстрат и превращается в одиночный полип – *сцифостому*. Этот полип может почковаться, образуя новые сцифостомы. Затем сцифостома приступает к бесполому размножению – *стробиляции*.

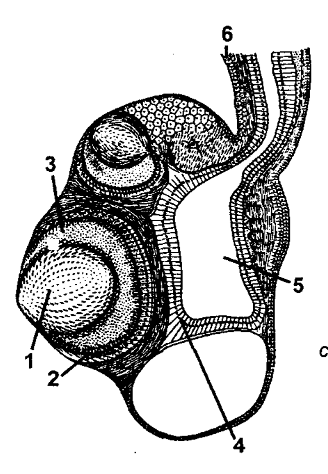


Рис. 70. *Продольный разрез через ропалий медузы Carybdea. Налево разрез прошел через 2 главных глаза ропалия, пустое пространство внизу ропалия – статоцист (статолиты растворились при изготовлении препарата):*

1 – хрусталик; 2 – светочувствительный слой ретинальных клеток; 3 – стекловидное тело; 4 – энтодермальная выстилка продолжающегося в ропалий радиального канала (5); 6 – эктодерма ропалия (по Шевякову)

При этом у нее последовательно образуются многочисленные поперечные перетяжки, делящие сцифостому по продольной оси на множество дисков, соединенных центральным стволом (рис. 71). В дальнейшем диски постепенно отрываются, начиная от верхнего, и становятся молодыми плавающими медузами – *эфирами*. У них еще не полностью сформирована система каналов, не развиты щупальца, а по свободному краю зонтика имеется восемь глубоких вырезов, делающих эфиру больше похожей на пропеллер.

Медузы широко распространены в Мировом океане и могут образовывать значительные скопления. Они переносятся водными течениями, однако способны и к активному движению за счет сокращения периферической мускулатуры зонтика (частота сокращений может превышать 100 в 1 мин.). Все медузы – хищники. Они питаются планктоном и мелкими рыбами, которых парализуют стрекательными клетками. Однако стрекательные клетки срабатывают не только на потенциальную

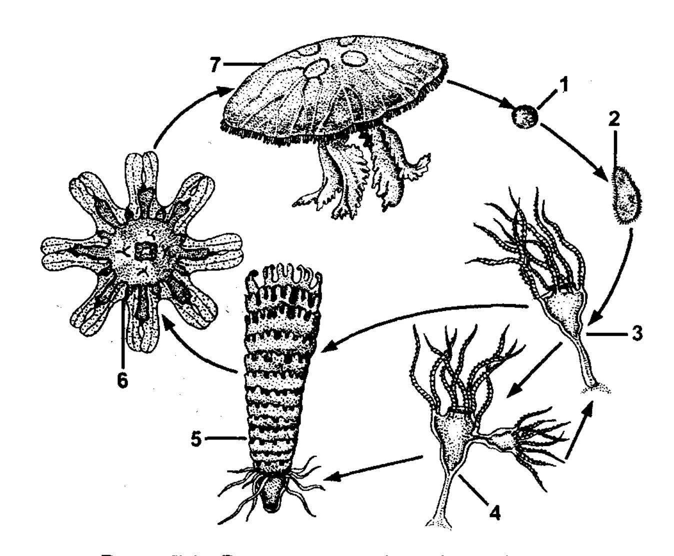


Рис. 71. *Развитие сцифомедузы Aurelia:*
1 – яйцо; 2 – планула; 3 – сцифостома; 4 – почкующаяся сцифостома; 5 – стробиляция; 6 – эфира; 7 – взрослая медуза (по Байеру)

добычу медуз, но и на любые другие плавающие организмы. Это обстоятельство не только отбивает желание нападать на медуз, но и делает их реально опасными для купающихся людей, если они проплывают рядом и касаются щупалец. Некоторые медузы при этом могут парализовать человека, после чего он утонет. Среди таких медуз, опасных для человека, следует выделить, например, отдельных представителей отряда кубомедуз, обитающих у берегов Австралии и Индонезии, цианей, часто встречающихся в Балтийском и Баренцевом морях, дальневосточных медуз крестовиков, физалий (рис. 72).

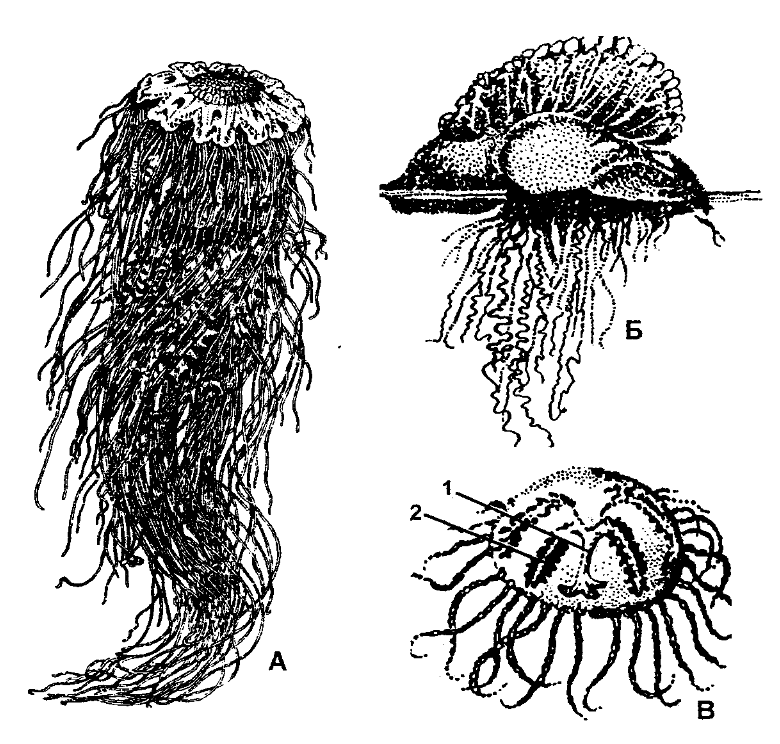


Рис. 72. *Опасные представители сцифомедуз:*
А – медуза цианея (Cyanea capillata);
Б – медуза физалия (уменьшено приблизительно в 5 раз);
В – медуза крестовик (уменьшено приблизительно в 7 раз)

Класс Коралловые полипы (Anthozoa)

Кораллы составляют наиболее крупный в видовом отношении класс кишечнополостных (около 6000 видов). Его представители имеют только полипоидную организацию и не проходят стадию медузы. Большинство из них ведут колониальный образ жизни, однако имеются и одиночные формы (например, актинии).

Строение коралловых полипов гораздо сложнее, чем гидроидных. Вокруг ротового отверстия располагаются щупальца, число которых у восьмилучевых кораллов равно восьми, а у шестилучевых – кратно шести. Рот ведет в сплющенную глотку, которая выстлана эктодермой. В глоточной щели располагаются один (у восьмилучевых) или два (у шестилучевых) желобка – *сифоноглифа*, их клетки снабжены ресничками, которые направляют воду в гастральную полость (рис. 73). В других участках глотки вода, напротив, выводится из полости полипа. Следовательно, у коралловых полипов осуществляется постоянный ток воды, которая обеспечивает обмен газов и удаляет непереваренные частицы пищи. Пищеварительная полость полипа разделена септами (перегородками)

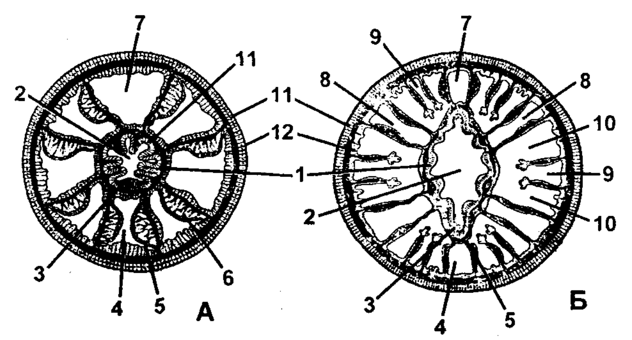


Рис. 73. *Поперечные разрезы через восьмилучевой (А) и шестилучевой (Б) коралловые полипы:*
1 – глотка; 2 – полость глотки; 3 – сифоноглиф; 4 – вентральная направительная камера; 5 – септа; 6 – мускульный валик септы; 7 – дорзальная направительная камера; 8 – внутренние камеры, расположенные между двумя септами первого порядка; 9 – внутренние камеры, образующиеся между вторично возникающими септами; 10 – промежуточные камеры; 11 – эктодерма; 12 – энтодерма. Мезоглея зачернена (А – по Хиксон, Б – по Хайман)

на камеры, выстланные энтодермой, их число пропорционально количеству щупалец. Обращенные в полость края септ имеют утолщения, называемые мезентериальными нитями.

Размножение коралловых полипов осуществляется половым и бесполым путями. *Бесполое размножение* – обычное почкование, а *половое* – осуществляется посредством гамет, которые образуются в половых железах в энтодерме септ. Они раздельнополы и формируют гонады только одного типа. Оплодотворение может происходить внутри женской особи, куда сперматозоиды проникают через рот, а затем через него же выходят и оплодотворенные яйца. У других полипов женские гаметы также выходят через рот женской особи, соответственно, у последних оплодотворение наружное – в окружающей воде. Дальнейшее развитие вполне типично для кишечнополостных – образуется планула, которая затем оседает и превращается в молодого почкующегося полипа.

Все колониальные и некоторые одиночные коралловые полипы имеют *наружный скелет* (*экзоскелет*), чаще всего известковый, реже – из органического вещества (рис. 74, 75). У многих коралловых полипов (например, благородного коралла) скелет обладает высокой декоративной ценностью, в силу чего его используют

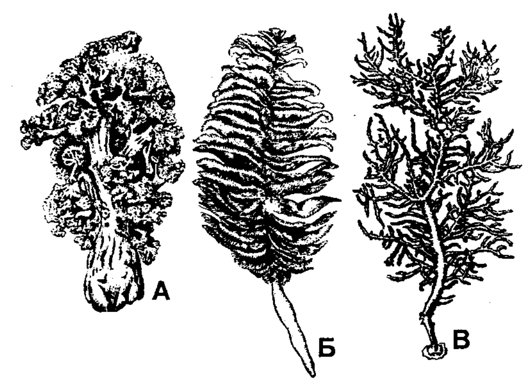


Рис. 74. *Различные восьмилучевые кораллы:*
А – альционария Gersemia; Б – морское перо Pennatula;
В – колония рогового коралла Leptogorgia (по В. А. Догелю)

Рис. 75. *Благородный коралл (Corallium rubrum) (по Лейкарту)*

в качестве украшений. Именно поэтому некоторые кораллы оказались на гране уничтожения и в настоящее время нуждаются в тщательной охране от браконьеров. Коралловые полипы являются основными рифообразующими организмами (кроме них, рифы образуют также некоторые водоросли, но их роль в этом процессе скромнее). Результатом их деятельности является, например, Большой Барьерный риф, который тянется вдоль восточного берега Австралии на протяжении более 1400 км. Кроме того, коралловые рифы образуют атолловые острова, которые со временем заселяются растениями и животными.

Коралловые полипы обитают в теплых морских водоемах, особенно там, где температура не опускается ниже +20°С. Они способны жить лишь на небольшой глубине (до 50 м), при этом формируются характерные для коралловых рифов экологические сообщества.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие теории происхождения многоклеточности Вы знаете?
2. Охарактеризуйте гидроидные полипы.
3. Какие части выделяют в теле гидры?
4. Из каких клеток образована эктодерма гидроидных полипов? Энтодерма?
5. Как устроены и функционируют стрекательные клетки?
6. Как размножаются колониальные гидроидные?
7. В чем отличия гидроидных медуз от сцифоидных?
8. Охарактеризуйте коралловые полипы.

ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ (PLATHELMINTHES)

Этот тип составляют наиболее примитивные многоклеточные трехслойные животные. В отличие от двухслойных кишечнополостных, у плоских червей между эктодермой и энтодермой формируется третий зародышевый листок – мезодерма. Плоские черви имеют уплощенную форму тела (за что и получили свое название), причем выделяются передний и задний концы. Поэтому вокруг продольной оси можно провести лишь одну плоскость (сагиттальную), которая делит тело животного на две одинаковые половины. Такой тип симметрии называется двусторонней, или билатеральной, впервые он появляется у плоских червей. Для сравнения напоминаем, что у кишечнополостных вокруг продольной оси можно провести неограниченное количество плоскостей и каждая из них будет делить тело на одинаковые половины, т.е. у них радиальный тип симметрии. У плоских червей отсутствует сегментация тела. Гистологическая организация этих животных гораздо более сложная, чем у кишечнополостных. Если у последних оба слоя стенки тела образованы диффузно рассеянными клеточными элементами разных типов, то у плоских червей прослеживается четкая сепарация тканей, которые образуют оформленные *внутренние органы*.

Стенку тела у плоских червей образует *кожно-мускульный мешок*, который состоит из эпителиального покрова, расположенных под ним мышечных волокон, а также разделяющей их соединительной ткани. У свободноживущих представителей эпителий ресничного типа, тогда как у паразитических форм ресничек нет. Напомним, что движения кишечнополостных осуществляют эпителиально-мускульные клетки, которые совмещают функции покровной и мышечной тканей. У плоских червей эпителиальная и мышечная ткани морфологически обособлены. Мышечные волокна образуют сплошные слои, покрывающие тело червя наподобие мешка (отсюда и название – «кожно-мускульный мешок»). Обычно снаружи волокна располагаются в виде

колец, т.е. перпендикулярно продольной оси (слой кольцевых мышц), а кнутри – продольно (слой продольных мышц). Кроме этого, у плоских червей имеются мышечные пучки, соединяющие спинную и брюшную части животного – дорзовентральные (спинно-брюшные) мышцы. Хорошо организованная мышечная система позволяет плоским червям совершать гораздо более сложные движения по сравнению с кишечнополостными.

У плоских червей пространство между стенкой тела и внутренними органами (полость тела) заполнено неспециализированной мезенхимой мезодермального происхождения – *паренхимой*, поэтому этих животных относят к бесполостным животным. Именно через паренхиму осуществляется транспорт веществ в пределах тела червя, в ней откладываются запасные вещества, кроме того, паренхима обеспечивает опору внутренним органам.

Внутренние органы плоских червей образуют ряд систем: *пищеварительную, выделительную, нервную* и *половую*. Кровеносная, дыхательная системы и скелет отсутствуют. Газообмен осуществляется путем простой двусторонней диффузии газов через покровы тела, при этом плоская форма тела является чрезвычайно выгодной, поскольку обеспечивает большую площадь газообмена. Также диффузно по тканевой жидкости паренхимы распространяются вещества внутри тела червя, а постоянство формы тела обеспечивается кожно-мускульным мешком и паренхимой.

Пищеварительная система дифференцирована на эктодермальную переднюю кишку (глотку) и энтодермальную среднюю, которая заканчивается слепо. Присущая более высокоорганизованным животным задняя кишка у плоских червей отсутствует, соответственно, нет и анального отверстия. Поэтому выведение непереваренных частиц осуществляется в обратном направлении через ротовое отверстие (в качестве аналогии пищеварительную систему плоских червей можно сравнить с нашей дыхательной системой – воздух поступает и выводится через одни и те же воздухоносные пути). Функциональное разделение отделов пищеварительной системы состоит

в том, что через переднюю кишку происходит поглощение пищи, а в средней кишке она расщепляется и нужные вещества всасываются в тканевую жидкость паренхимы.

Если червь имеет небольшие размеры, кишечник имеет вид длинного мешка и всосавшиеся питательные вещества легко диффундируют ко всем участкам тела. У крупных форм возникает проблема доставки питательных веществ к удаленным от кишечника органам и тканям (напомним, что у плоских червей отсутствует кровеносная система, осуществляющая транспортные функции). Для этого средняя кишка образует многочисленные глубокие инвагинации, которые непосредственно подходят к органам и доставляют к ним нужные вещества. У некоторых паразитических форм пищеварительная система редуцирована, и питательные вещества всасываются через поверхность тела.

Качественно иной уровень организации плоских червей нуждается в более совершенной *нервной системе*, способной обеспечить адекватные реакции организма и его внутренних систем. Это нашло отражение в усложнении нервной системы. По мнению **В. А. Догеля**, наиболее принципиальным следует считать:

1) концентрацию нервных клеток в ганглии и стволы, связанные между собой, что говорит о появлении нервных центров;

2) погружение скоплений нервной ткани в глубь тела, что значительно повышает их безопасность;

3) выраженную цефализацию нервных центров, которая проявляется в увеличении размеров ганглия, расположенного в передней части тела (мозгового ганглия), и усилении его роли;

4) олигомеризацию (уменьшение количества гомологичных органов и структур) нервных центров, что выражается в уменьшении количества нервных стволов по мере совершенствования организации.

Нервная система плоских червей, образованная крупным мозговым ганглием и отходящими от него нервными стволами, соединенными между собой волокнами, называется *ортогоном*.

Органы чувств развиты в основном у свободноживущих форм и практически отсутствуют во взрослом состоянии у паразитов.

Выделительная система. У плоских червей уже имеется самостоятельно функционирующая выделительная система. Напомним, что у двухслойных кишечнополостных клетки как эктодермы, так и энтодермы имеют возможность выделять продукты обмена в окружающую среду (к которой следует также отнести жидкость, заполняющую гастральную полость), поэтому в выделительной системе они не нуждаются. У плоских червей каждая клетка (кроме эпителия) окружена со всех сторон другими клетками и внешней средой для клеток (кроме покровных) является тканевая жидкость. Поэтому продукты обмена, выделенные клеткой, оказываются в тканевой жидкости и накапливаются в ней. Если бы не существовало механизма постоянного удаления отходов, тканевая жидкость оказалась бы перенасыщенной токсичными веществами, и нормальная жизнедеятельность организма была бы нарушенной.

Выделительная система плоских червей образована *протонефридиями*, которые представляют собой систему ветвящихся канальцев, пронизывающих все тело червя и заканчивающихся особыми мерцательными клетками звездчатой формы (рис. 76, 77). Каждая такая клетка имеет каналец, внутрь которого обращен пучок ресничек. Эти реснички постоянно двигаются, напоминая пламя свечи на ветру, за что они получили название *мерцательного пламени*. За счет биения ресничек тканевая жидкость с растворенными в ней продуктами распада поступает в каналец мерцательной клетки и следует далее в многоклеточный каналец. После этого канальцы объединяются в более крупные и открываются на поверхности тела червя в виде экскреторных (выделительных) отверстий, через которые выделяемая жидкость выбрасывается из организма червя. У многих представителей типа на конце тела имеется расширение выделительной трубочки – *мочевой пузырь*, в котором выделяемая жидкость может скапливаться. Протонефридии плоских червей обеспечивают

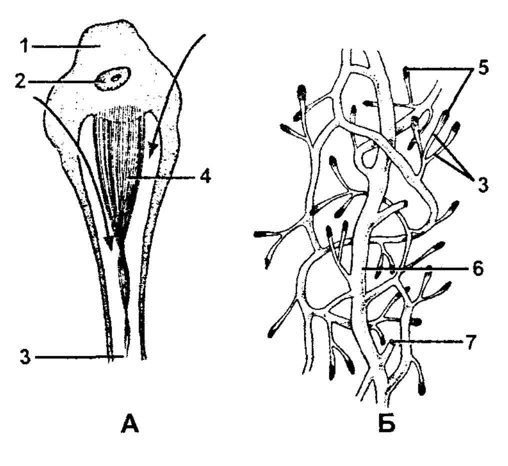


Рис. 76. Выделительные органы плоского червя: А – отдельная «пламенная» клетка; Б – пламенные клетки, соединенные выделительными канальцами и протоками с порой, открывающейся наружу; 1 – цитоплазма; 2 – ядро; 3 – выделительные канальцы; 4 – ресничное пламя; 5 – пламенные клетки; 6 – выделительный проток; 7 – выделительная пора (по К. Вилли)

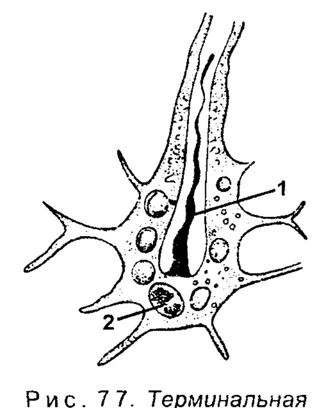


Рис. 77. Терминальная клетка выделительной системы плоских червей: 1 – пучок ресничек (мерцательное пламя); 2 – ядро (по А. А. Слюсареву и соавт.)

не только удаление продуктов диссимиляции, но и выводят из организма излишнюю воду, действуя наподобие сократительных вакуолей пресноводных простейших. Возможно, поэтому протонефридии особенно хорошо развиты у пресноводных свободноживущих форм.

Половая система. Громадное большинство плоских червей являются гермафродитами, т.е. у них одновременно присутствуют органы мужской и женской систем. В отличие от кишечнополостных, у которых имелись только половые железы, у плоских червей, наряду с гонадами, образуются еще половые протоки, по которым половые продукты транспортируются и выводятся наружу. Организация половой системы очень сложна, у разных представителей типа она может отличаться друг от друга.

В типичном случае *мужская половая система* состоит из различного количества семенников, семяпроводов, которые объединяются в семяизвергательный канал, и совокупительного органа (цирруса). *Женская*

половая система организована сложнее. В ней имеются яичники, желточники (они представляют собой недоразвитые стерильные яичники и поставляют питательные вещества для яиц в желточных клетках – измененных яйцеклетках), яйцеводы, влагалище, которое открывается в половую клоаку.

При оплодотворении (чаще всего оно бывает перекрестным, однако возможно и самооплодотворение) совокупительный орган вводит сперматозоиды в половую клоаку (у некоторых форм они поступают в копулятивную сумку, также открывающуюся в половую клоаку), где и происходит слияние мужских и женских гамет. Оплодотворенная яйцеклетка окружается желточными клетками, и снаружи их покрывает общая скорлупа.

Таким образом, яйца большинства плоских червей имеют сложное многоклеточное строение, при этом питательные вещества аккумулируются не в яйцеклетке, а за ее пределами в желточных клетках – *экзолецитальные* яйца. Поэтому многие специалисты называют их *яйцевыми капсулами*. У примитивных форм желточники отсутствуют, и запас питательных веществ находится непосредственно в цитоплазме яйцеклетки (*эндолецитальные* яйца). Соответственно, у них сложные яйца не образуются. Многие плоские черви, особенно паразитические, способны продуцировать колоссальное количество яиц.

Эмбриональное развитие плоских червей очень различается между собой у разных представителей типа. У паразитических форм (паразитические черви называются *гельминтами* – *греч.* helmins, род. падеж helminthos – червь, глист) оно обычно осуществляется со сменой одного или нескольких промежуточных хозяев. Такие черви называются *биогельминтами*.

Тип плоские черви подразделяется на пять классов: *ресничные черви*, *сосальщики*, *моногенеи*, *ленточные черви* и *цестодообразные*. Из них только ресничные ведут свободный образ жизни, а остальные являются паразитами. Тип насчитывает около 10 000 видов. Ниже мы подробно рассмотрим организацию трех классов: ресничных, сосальщиков и ленточных червей.

Класс Ресничные черви (Turbellaria)

Это единственный класс из типа плоских червей, который составлен свободноживущими формами. Большинство из них обитают в соленых и пресных водоемах, небольшое количество ведут наземный образ жизни. Класс насчитывает около 3000 видов. Наиболее известными являются представители отряда трехветвистых, или планарий (белая, черная, траурная, бурая и др. – всего около 100 видов). Большинство из них обитают в пресных водоемах, где их численность может быть весьма высокой, особенно при наличии обильной растительности. Размеры

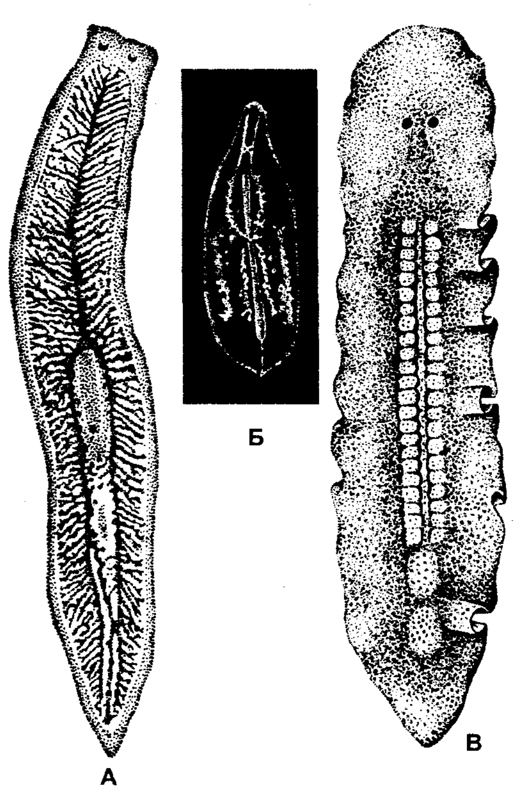
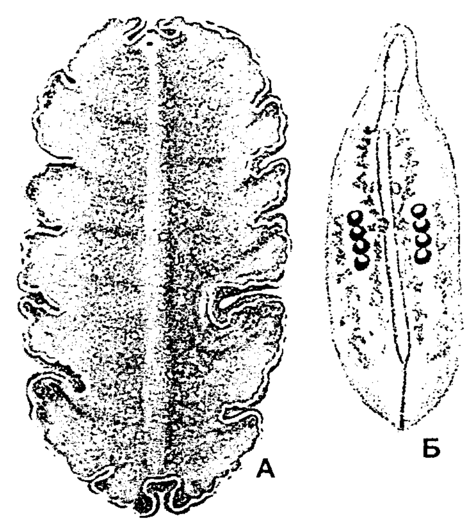


Рис. 78. *Ресничные черви (Turbellaria):*
А – Dendrocoelum lacteum (Tricladida); Б – Mesostoma ehrenbergi Rhabdocoeia); В – Leptoplana alcinoi (Polycladida) (по Стрелкову)

Рис. 79. *Ресничные черви (Turbellaria): А – морской реснитчатый червь Юнгия (Yungia aurantiaca) (по Лангу); Б – пресноводный реснитчатый червь Мезостома (Mesostoma ehren bergii) (по Штейману и соавт.)*



различных турбеллярий широко варьируют от нескольких миллиметров до 30 см.

Внешнее строение турбеллярий обычно для плоских червей (рис. 78, 79). Они имеют плоское вытянутое тело без выростов, за исключением небольших лопастей на переднем конце у некоторых видов (рис. 80). Чаще всего турбеллярии окрашены в разнообразные цвета, однако они могут быть белого цвета или вообще бесцветными.

Анатомия. *Кожно-мускульный мешок.* Тело турбеллярий снаружи покрыто однослойным реснитчатым эпителием, причем с возрастом реснички часто теряются, из-за чего клетки как бы «лысеют». Полагают, что реснички способствуют перемещению червя в пространстве. Строение эпителия у разных червей неодинаково, в связи с чем выделяют два основных варианта. В первом из них эпителиальные клетки четко отделены друг от друга (рис. 81). Во втором клетки эпителия сливаются в своей верхней части, образуя общий цитоплазматический безъядерный слой. В нижней своей части клетки образуют мешочки, содержащие ядра, которые спускаются ниже базальной мембраны и сохраняют при этом разделенность между собой (рис. 82).

В эпителии турбеллярий имеется много одноклеточных желез различной формы (рис. 83). Они рассеяны по всей поверхности, но могут образовывать скопления. Например, слизистые железы особенно многочисленны

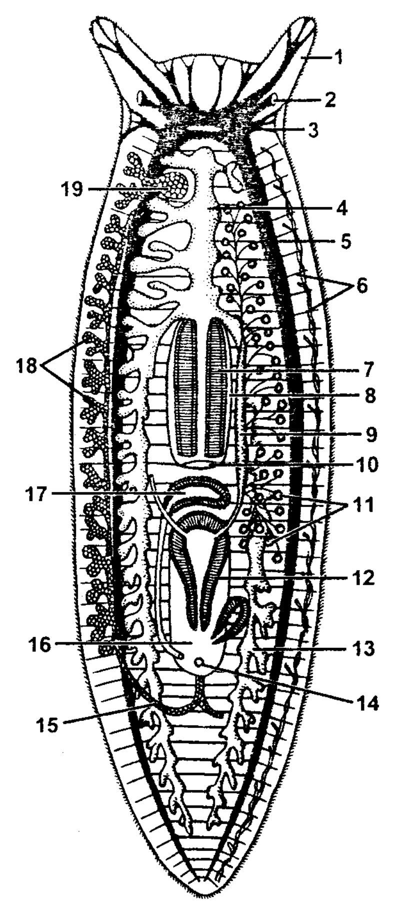


Рис. 80. *Схема строения трехветвистой турбеллярии:*
1 – щупальцевидные выросты;
2 – глаза; 3 – мозговой ганглий;
4 – передняя ветвь кишечника;
5 – продольный нервный ствол;
6 – поперечные нервные перемычки;
7 – глотка; 8 – глоточный карман;
9 – семяпровод; 10 – ротовое отверстие; 11 – семенники;
12 – совокупительный орган;
13 – задняя ветвь кишечника;
14 – половое отверстие;
15 – яйцевод; 16 – половая клоака;
17 – копулятивная сумка;
18 – желточники; 19 – яичник.
Слева удалены семенники, справа – желточники и яичник (по Граффу)

в эпителии передней части тела, выделяемая ими слизь, по-видимому, способствует прикреплению червя к субстрату. Напротив, белковые железы концентрируются по краям тела, полагают, что выделяемый ими секрет обладает токсическими свойствами.

Среди эпителиальных желез выделяются *рабдитные клетки*, которые содержат преломляющие свет палочки – *рабдиты*, лежащие перпендикулярно поверхности. При раздражении рабдиты выбрасываются наружу, где при

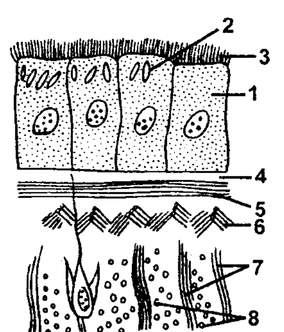
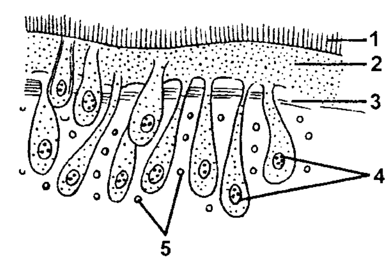


Рис. 81. *Схема строения кожно-мускульного мешка с типичным мерцательным эпителием:*
1 – клетки эпителия; 2 – рабдиты; 3 – реснички;
4 – базальная мембрана; 5 – кольцевые мышцы;
6 – диагональные мышцы; 7 – дорзовентральные мышцы; 8 – продольные мышцы (по Граффу, схематизировано)

Рис. 82. *Схема строения кожно-мускульного мешка с погруженным эпителием:* *1 – реснички; 2 – наружный цитоплазматический слой; 3 – кольцевые мышцы; 4 – погруженные участки цитоплазмы с ядрами; 5 – продольные мышцы (по Граффу, схематизировано)*



соприкосновении с водой быстро ослизняются и образуют защитную слизь. Благодаря этому турбеллярии практически не поедаются другими животными. Рабдитные клетки располагаются ниже базальной мембраны, но связаны при этом с вышележащими эпителиальными клетками, в которые из них и поступают рабдиты (рис. 84).

Мышечная часть кожно-мускульного мешка образована несколькими слоями мышечных волокон. Снаружи располагается кольцевой слой, под ним продольный и самый нижний – диагональный, волокна которого идут под углом друг другу (рис. 85). Напоминаем, что совокупность покровов и лежащих ниже слоев мышечных волокон образует кожно-мускульный мешок.

Кроме сплошных слоев, мышечные волокна также образуют пучки дорзовентральных мышц. Они направляются от спинной (дорзальной) части тела к брюшной (вентральной) и, сокращаясь, еще больше сплющивают тело червя.

Перемещение турбеллярий обеспечивается ресничками эпителия (особенно у мелких форм) и сокращением мускулатуры. Благодаря этому они могут ползать по субстрату (донные

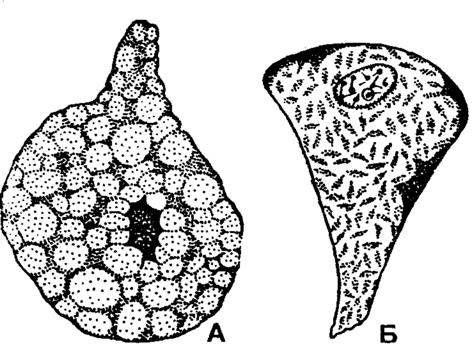


Рис. 83. *Белая планария (Dendrocoelum lacteum):* *А – слизистая железа на срезе; Б – белковая железа (×1000) (по Шнейдеру)*

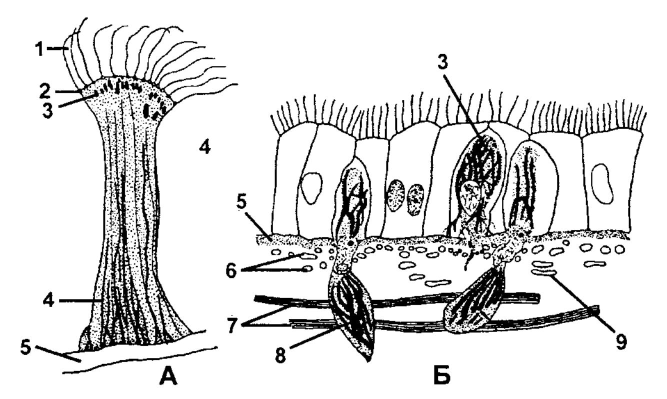


Рис. 84. *Белая планария (Dendrocoelum lacteum). Эпителий:*
А – отдельная эпителиальная клетка на срезе (×1500); Б – эпителий с рабдитными клетками на продольном срезе (×830); 1 – реснички; 2 – базальные тельца ресничек; 3 – рабдиты; 4 – опорные фибриллы; 5 – базальная мембрана; 6 – кольцевые мышцы; 7 – продольные мышцы; 8 – рабдитная клетка; 9 – диагональные мышцы (по Гелей)

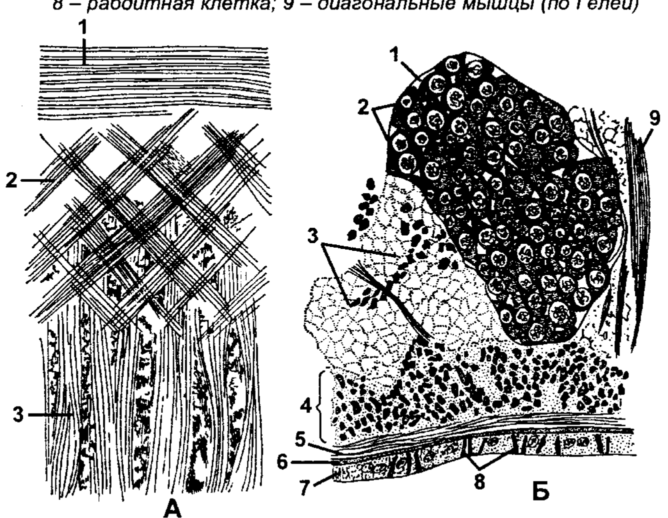


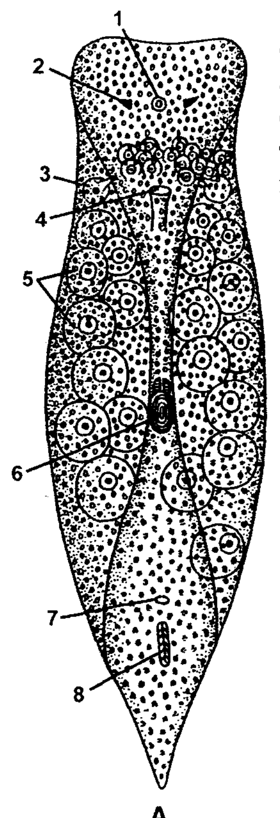
Рис. 85. *Белая планария (Dendrocoelum lacteum):*
А – схематичное изображение тангентального разреза тела с расположением волокон кожно-мускульного мешка: 1 – поверхностные кольцевые мышцы; 2 – диагональные мышцы; 3 – внутренние продольные мышцы; Б – участок поперечного разреза в области яичника (×500): 1 – мембрана яичника; 2 – ооциты с ядрами; 3 – брюшной нервный ствол; 4 – продольные мышечные волокна кожно-мускульного мешка; 5 – кольцевые волокна кожно-мускульного мешка; 6 – базальная мембрана эпителия; 7 – эпителий; 8 – рабдиты; 9 – дорзовентральные мышечные волокна (А – по Ижима, с изменениями А. А. Стрелкова; Б – по А. А. Стрелкову)

камни, коряги, водная растительность и др.) и активно плавать, совершая самые разнообразные движения.

Пищеварительная система турбеллярий обычна для плоских червей – имеются передняя и средняя кишка. Рот обычно находится на брюшной стороне тела примерно в средней ее части, он ведет в глотку, которая имеет железы. У мелких форм средняя кишка имеет вид слепозамкнутой трубки, а у крупных образует ответвления во все стороны тела, которые доставляют питательные вещества к органам и тканям животного. Например, у трехветвистых (планарий) от передней кишки (глотки) сразу отходят три ветви – одна вперед и две назад (см. рис. 78, 79). При этом пища сначала поступает в передний вырост, а оттуда перетекает в задние. Таким образом, питательными веществами первоначально обеспечиваются органы, расположенные в передней части тела. Несмотря на определенную сложность пищеварительной системы, усвоение пищи у турбеллярий в значительной мере осуществляется за счет внутриклеточного пищеварения, т.е. фагоцитоза эпителиальных клеток средней кишки. Наконец у представителей отряда бескишечных турбеллярий средней кишки нет вовсе, а пища из глотки поступает в специализированный участок пищеварительной паренхимы (рис. 86), где пищевые частицы фагоцитируются и усваиваются.

Большинство турбеллярий являются хищниками и питаются различными мелкими беспозвоночными. Обнаружив жертву, червь накрывает ее своим телом, после чего заглатывает. У планарий для этого служит выдвижная глотка, которая выбрасывается из глубокого впячивания наружного покрова – глоточного кармана. Если размер добычи слишком велик и ее невозможно проглотить целиком, червь отрывает куски сильными сосательными движениями глотки, после чего заглатывает их. Однако мелкие членистоногие (например, рачки) покрыты жестким панцирем и разорвать их планария не может. В таком случае она выделяет из глотки наружу пищеварительные ферменты, которые расщепляют ткани жертвы вне организма червя, после чего размягченная

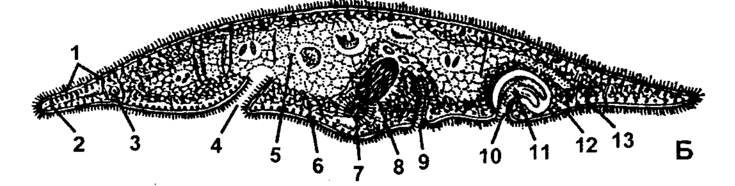
пища всасывается глоткой. Таким образом, у турбеллярий возможно и наружное пищеварение (рис. 87). Некоторые турбеллярии (планарии) обладают своеобразной способностью использовать «трофейное оружие». Ученые установили, что при поедании гидр планарией стрекательные клетки не разрушаются, а мигрируют в покровы червя и защищают его.



Выделительная система представлена протонефридиями, организация которых была описана выше (рис. 88). Наиболее хорошо выделительная система выражена у пресноводных форм, у которых она также обеспечивает поддержание водно-солевого баланса.

Нервная система состоит из мозгового ганглия, образованного двумя слившимися ганглиями,

Рис. 86. *Представители рода конволюта (Convoluta convoluta):*
А – живая, слегка придавленная (×10):
1 – статоцист; 2 – глаза; 3 – грушевидный орган; 4 – рот; 5 – яичник;
6 – семенная бурса; 7 – мужское половое отверстие; 8 – копулятивный орган;
Б – сагиттальный разрез:
1 – кожные клетки; 2 – фронтальный орган; 3 – статоцист; 4 – рот, ведущий в глотку; 5 – внутренняя паренхима с пищевыми включениями; 6 – периферическая паренхима; 7 – хитиновый наконечник семенной бурсы; 8 – семенная бурса; 9 – отверстие влагалищного протока; 10 – мужское половое отверстие; 11 – копулятивный орган; 12 – ресничный покров; 13 – дорзовентральные мышцы (А – по Граффу, Б – по Бресслау)



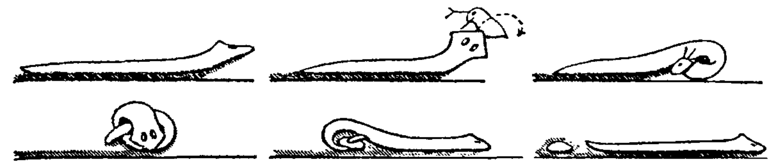


Рис. 87. *Захват и поедание добычи планарией Dugesia. Планария поедает добычу – дафнию (мелкое ракообразное), от которой остается лишь пустая раковина – жесткий наружный скелет (по К. Вилли и соавт.)*

Рис. 88. *Расположение главных выделительных каналов в теле прямокишечной турбеллярии гиратрикс (Gyratryx hermaphroditus): 1 – главные продольные выделительные каналы; 2 – разветвления канальцев; 3 – выделительные отверстия (по Райзингеру)*

и отходящих от него нервных стволов. Напомним, что такой тип нервной системы называется ортогоном. У разных турбеллярий возможны некоторые особенности организации нервной системы (рис. 89). В частности, у примитивных бескишечных (Acoela) имеется поверхностное сплетение, напоминающее таковое у кишечнополостных.

Органы чувств у турбеллярий развиты значительно лучше, чем у других классов плоских червей. Осязание осуществляется всей кожей, кроме того, у некоторых видов на переднем конце тела имеется пара чувствительных щупалец, которыми животное тщательно исследует перед собой поверхность субстрата. По всей поверхности кожи рассеяны клетки с более длинными и неподвижными ресничками, называемыми *сенсиллами*. С ними связаны отростки нервных клеток (рис. 90). Сенсиллы обеспечивают восприятие механических и химических воздействий извне. Почти у всех турбеллярий имеются два или более глаза. Они располагаются вблизи мозгового ганглия или же (если глаз более двух) по краям передней части тела. Каждый глаз состоит из бокала, образованного пигментными клетками, в который проникают рецепторные (ретинальные)

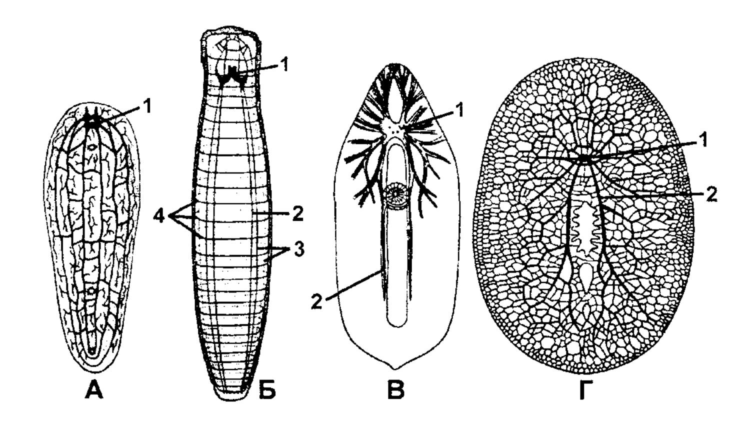


Рис. 89. *Нервная система турбеллярий:*
А – Convoluta (Acoela) (по Байеру); Б – Bothrioplana (представитель отряда, близкого к отр. Tricladida); В – Mesostoma (Rhabdocoela); Г – Planocera (Polycladida) (из Беклемишева, по разным авторам); 1 – мозговой ганглий; 2 – брюшные продольные стволы; 3 – боковые и спинные продольные нервные стволы; 4 – поперечные перемычки

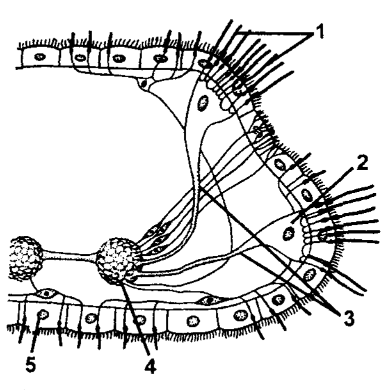


Рис. 90. *Схема расположения кожных чувствительных окончаний (сенсилл) турбеллярии. Поперечный разрез головного конца:*
1 – чувствительные реснички, связанные с нервными клетками; 2 – нервные клетки; 3 – отросток нервной клетки; 4 – мозговой ганглий; 5 – клетка ресничного эпителия (по Гелей, схематизировано)

клетки, воспринимающие свет (рис. 91). Глаза у турбеллярий относятся к типу *инвертированных* (обращенных), поскольку свет сначала проходит через тела рецепторных клеток, после чего попадает на воспринимающий свет сегмент. Ретинальные клетки по своему происхождению являются нервными, поэтому они имеют отростки (аксоны), образующие в своей совокупности зрительный нерв, который направляется в мозговой ганглий, где происходит анализ полученной информации. У некоторых турбеллярий также имеются органы равновесия – статоцисты обычного строения.

Половая система ресничных червей является гермафродитной. Мужские гаметы образуются в многочисленных мелких семенниках (у некоторых турбеллярий их может быть только два), рассеянных в толще паренхимы (см. рис. 80). От каждого семенника отходит тонкий семявыносящий канал, который впадает в более крупный парный проток – семяпровод. Соединившись, семяпроводы образуют семяизвергательный канал, расположенный внутри совокупительного органа.

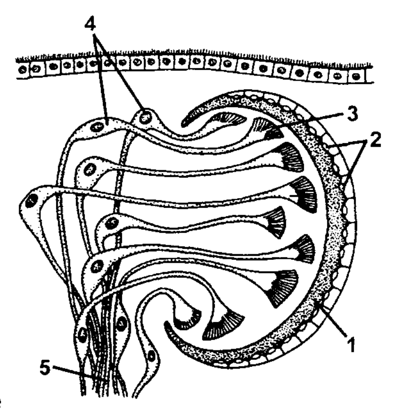


Рис. 91. *Схема строения глаза турбеллярии:*
1 – пигментный бокал; 2 – ядра клеток пигментного бокала; 3 – светочувствительная часть рецепторных клеток; 4 – ядра рецепторных клеток; 5 – нервные волокна, образующие зрительный нерв (по Гессе)

Женская половая система состоит из половых желез – яичников, видоизмененных гонад – желточников и женских половых протоков. У многих турбеллярий желточники не образуются. Из яичников яйцеклетки поступают в яйцеводы (их обычно два), туда же открываются протоки желточников, по которым поступают богатые питательными веществами желточные клетки. Объединившись, яйцеводы образуют непарное влагалище, которое открывается в половую клоаку.

У большинства турбеллярий происходит перекрестное оплодотворение, при котором половые партнеры передают друг другу мужские половые продукты, т.е. партнеры по очереди выступают как самец и как самка. Поступление спермы осуществляется с помощью совокупительного органа, который снабжен собственной мускулатурой и способен высовываться наружу. Обычно совокупительный орган вводит сперму непосредственно в половую клоаку, у некоторых в половой клоаке имеется небольшой вырост – копулятивная сумка, куда поступает

полученное семя (рис. 92). Возможен и еще один способ, при котором совокупительный орган попросту протыкает стенку полового партнера и сперма вводится непосредственно в его тело, после чего сперматозоиды сами перемещаются по направлению яиц. Следовательно, в любом случае у ресничных червей происходит внутреннее оплодотворение.

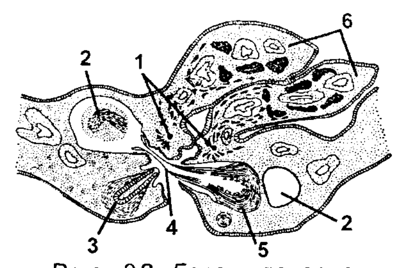


Рис. 92. *Белая планария. Продольный сагиттальный разрез через копулирующих животных (×20):*
1 – железистый участок яйцевода; 2 – копулятивная сумка; 3 – мускулистый железистый орган; 4 – копулятивная трубочка (flagellum) правой особи, введенный через половое отверстие в копулятивную сумку левой; 5 – мешок пениса; 6 – задние концы обоих червей, загнутые при копуляции дорзально (по Бурру)

Оплодотворенные яйцеклетки окружают желточные клетки, образующие запас питательных веществ яйцу, после чего формируется защитная скорлупа.

Развитие у большинства ресничных червей прямое, т.е. из яйца выходит организм, похожий на взрослое животное, однако у некоторых морских турбеллярий развитие идет с метаморфозом. При этом из яйца выходит совершенно непохожая на взрослого червя мюллеровская личинка (рис. 93), которая вся покрыта ресничками, за счет которых она плавает. Определенное время личинка плавает в составе планктона, после чего дифференцируется в маленького червя.

Турбеллярии могут также размножаться бесполым путем. При этом на теле появляется поперечная перетяжка, постепенно разделяющая животное на две части. Поскольку некоторые органы имеются в единственном

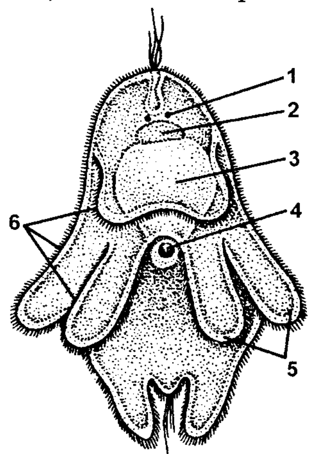


Рис. 93. *Мюллеровская личинка:*
1 – глаза; 2 – мозговой ганглий; 3 – мешковидный кишечник; 4 – ротовое отверстие; 5 – лопасти; 6 – предротовой мерцательный венчик (по Байеру)

числе, то образовавшиеся особи в последующем достраивают необходимые части.

У ресничных червей, особенно у планарий, ярко выражена способность к регенерации. Маленькие фрагменты размером с десятую или даже сотую часть тела планарии образуют заново целый организм. За такую способность этих животных называют «бессмертными под ножом оператора». Удивительная особенность биологии планарии – ее оригинальная реакция на неблагоприятные условия окружающей среды. Например, при недостатке кислорода или в случае сильного повышения температуры воды планарии сами распадаются на куски, которые регенерируют при наступлении благоприятных условий. Это явление называется *аутотомией*.

Класс Сосальщики (Trematoda)

Все сосальщики (их насчитывается примерно 4000 видов) являются эндопаразитами беспозвоночных и позвоночных животных. Около 40 видов живут в человеке, поражая различные органы, из них наиболее распространен печеночный сосальщик (Fasciola hepatica).

Внешнее строение сосальщиков мало отличается от турбеллярий. Размеры обычно невелики – несколько миллиметров, однако есть и более крупные формы. Так, например, печеночный сосальщик может вырасти до 5 см, а самый крупные представители класса – некоторые паразиты рыб – достигают полутора метров в длину. Тело чаще всего имеет листовидную форму, резко спереди и плавно сзади. Червь имеет две присоски. Одна из них – ротовая, расположена на переднем конце тела, а другая – брюшная (более крупная), несколько сзади на брюшной стороне. Присоски представляют собой неглубокие ямки в теле, окруженные мощной мускулатурой, сокращение которой создает низкое давление, присасывающее паразита к стенкам органа хозяина.

Внутреннее строение также во многом сходно с ресничными червями. Покровы представлены эпителием,

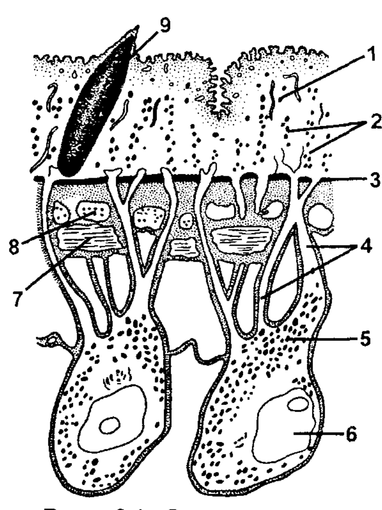


Рис. 94. *Схема строения покровов трематод по данным электронной микроскопии:*
1 – наружная безъядерная цитоплазматическая пластинка; 2 – митохондрии; 3 – базальная мембрана; 4 – цитоплазматические тяжи, соединяющие наружную и погруженную части эпителия; 5 – погруженные участки цитоплазмы с ядрами (6); 7 – продольные мышцы; 8 – кольцевые мышцы; 9 – кутикулярный шипик (продольный срез) (по Тредгольду)

клетки которого сливаются, образуя общий цитоплазматический слой, из которого в глубину тела погружаются части клеток с ядрами (рис. 94). Ресничек у сосальщиков нет, зато снаружи они покрыты защитными выделениями железистых клеток, которые предохраняют червя от действия активных компонентов пищеварительных соков хозяина. Кроме того, в покровном эпителии имеются многочисленные шипики, также укрепляющие сосальщика на стенке органа. Покров сосальщиков называется *тегументом.*

Организация мускулатуры сосальщиков в целом не отличается от турбеллярий, однако эти черви ведут малоподвижный образ жизни, поэтому основные их движения состоят в изменении формы тела посредством сокращения и вытягивания.

Пищеварительная система, как и у турбеллярий, состоит из передней и средней кишки, однако ротовое отверстие находится не в средней части тела, а на переднем конце и окружено ротовой присоской (рис. 95). У печеночного сосальщика ротовая присоска ограничивает ротовую полость, которая отделена от предглотки полулунной складкой. Движения глотки осуществляются посредством специальных мышц – *протрактора* (вперед) и *ретрактора* (назад), в результате чего червь эффективно всасывает пищу (рис. 96, 97), которой для печеночного сосальщика является желчь и слизь желчных протоков, в которых

обитает паразит. Глотка продолжается в короткий пищевод, который перед ротовой присоской раздваивается на две ветви средней кишки. От них, в свою очередь, отходят многочисленные ответвления (напоминаем, что это облегчает доставку продуктов пищеварения ко всем частям тела червя в отсутствие кровеносной системы).

Нервная система сосальщиков состоит из парного мозгового ганглия, который образован двумя узлами, соединенными между собой толстой короткой надглоточной и более тонкой, но длинной подглоточной комиссурами. В результате образуется окологлоточное нервное кольцо, от которого вперед отходит одна пара нервных стволов и три пары отходят назад. Стволы соединены между собой перемычками, причем наибольшую толщину имеют брюшные стволы (рис. 98, см. рис. 95).

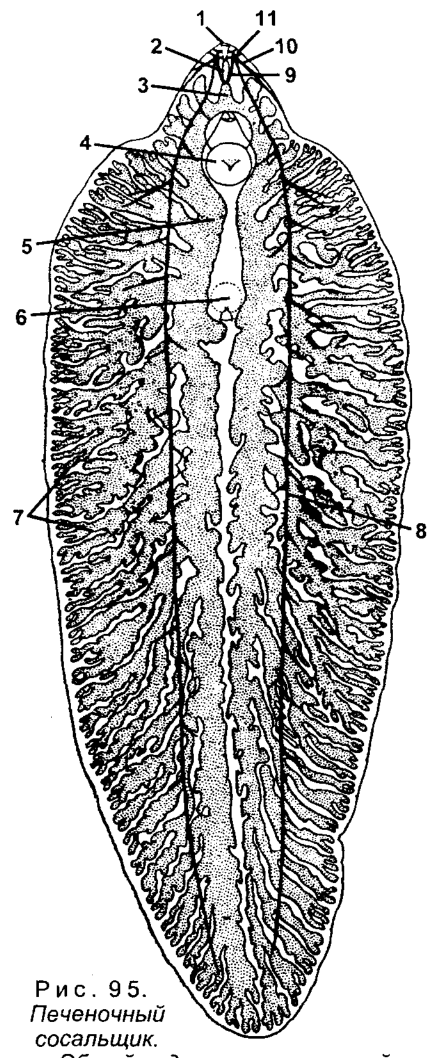


Рис. 95. *Печеночный сосальщик.* *Общий вид пищеварительной и нервной систем с брюшной стороны (×8):* *1 – рот; 2 – глотка; 3 – пищевод; 4 – брюшная присоска; 5 – главная ветвь кишки; 6 – скорлуповые железы; 7 – боковые ветви кишки; 8 – брюшной нервный ствол; 9 – подглоточная комиссура; 10 – боковые нервы; 11 – мозг (по Зоммеру)*

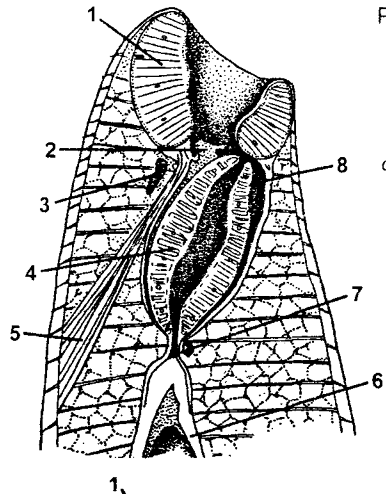


Рис. 96. *Печеночный сосальщик (Fasciola hepatica). Продольный сагиттальный разрез через передний конец тела (×200):*
1 – ротовая присоска; 2 – полулунная складка; 3 – надглоточная комиссура; 4 – глотка; 5 – ретрактор глотки; 6 – пищевод; 7 – подглоточная комиссура; 8 – предглотка (по Зоммеру)

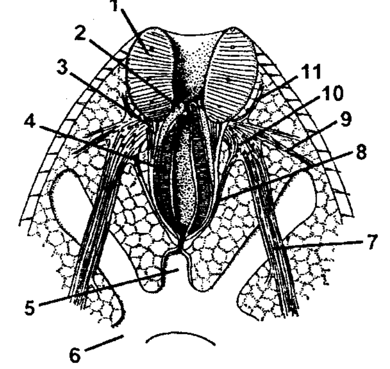


Рис. 97. *Печеночный сосальщик. Фронтальный разрез переднего конца тела (×200):*
1 – присоска; 2 – полулунная складка; 3 – протрактор глотки; 4 – глотка; 5 – пищевод; 6 – кишка; 7 – брюшной нервный ствол; 8 – подглоточная комиссура; 9 – боковой нерв; 10 – левое окологлоточное ганглиозное скопление; 11 – передний нерв (по Зоммеру)

Органы чувств у взрослых червей практически неразвиты, что связано с паразитическим образом жизни. У свободноплавающих личинок имеются кожные сенсиллы, у некоторых форм – глазки.

Выделительная система представлена протонефридиями, при этом выделительные каналы объединяются в мочевой пузырь, который открывается выделительным отверстием наружу (рис. 99). У печеночного сосальщика мочевой пузырь образован главным выделительным каналом, который тянется вдоль всего тела, расширяясь спереди и утончаясь сзади вблизи выделительного отверстия.

Строение *половой системы* у разных сосальщиков весьма различается. *Мужская половая система* почти всех трематод имеет два семенника (у немногих видов семенник один), расположенных сзади от брюшной присоски. От них отходят два семяпровода, которые затем объединяются в

Рис. 98. *Нервная система трематоды микрофаллус (Microphallus):*
1 – мозговой ганглий; 2 – брюшные нервные стволы; 3 – спинные нервные стволы; 4 – боковые нервные стволы; 5 – поперечные перемычки (по Белопольской, с изменениями В. А. Догеля)

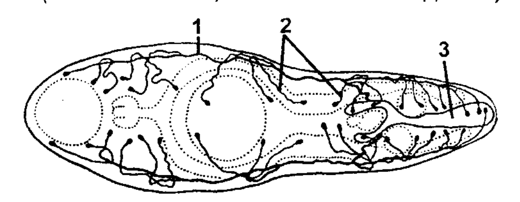
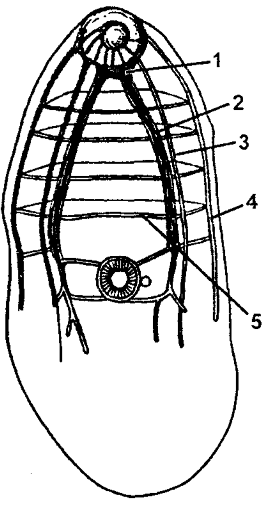


Рис. 99. *Строение выделительной системы трематод:*
1 – главные боковые каналы выделительной системы; 2 – протонефридиальные канальцы, заканчивающиеся мерцательными клетками; 3 – мочевой пузырь (по Оденингу)



извитой семяизвергательный канал, пронизывающий совокупительный орган (рис. 100, 101).

Женская половая система включает в себя только один яичник (у всех сосальщиков), который у печеночного сосальщика сильно ветвится. От него отходит короткий яйцевод и впадает в мешкообразный *оотип*, куда также открываются другие женские половые протоки – проток желточников и протоки скорлуповых желез (у печеночного сосальщика все эти протоки впадают в яйцевод, а его расширение – оотип – отсутствует). От оотипа отходит матка, которая затем открывается неподалеку от совокупительного (копулятивного) органа в половую клоаку.

При оплодотворении совокупительный орган вводит семя в половую клоаку, оттуда оно через матку попадает в оотип, где и происходит слияние гамет. Избыток семени удаляется через лауреров канал – проток, который начинается в оотипе и открывается на поверхности тела (поскольку у печеночного сосальщика оотипа нет, этот проток сообщается непосредственно с яйцеводом). Оплодотворенные яйца окружаются желточными клетками, богатыми питательными веществами, и все вместе они покрываются общей скорлупой (рис. 102). Такие сложные яйца поступают в матку и постепенно продвигаются по ней к выходу.

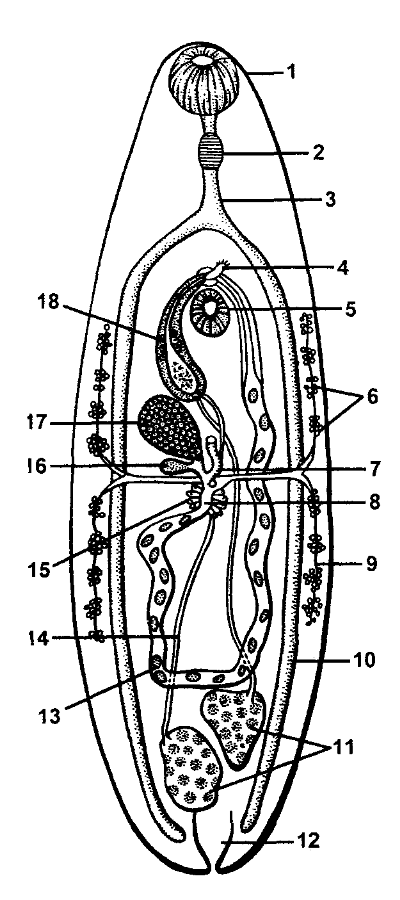


Рис. 100. *Схема строения сосальщика:*
1 – ротовая присоска; 2 – глотка; 3 – пищевод; 4 – половое отверстие; 5 – брюшная присоска; 6 – желточники; 7 – лауреров канал; 8 – оотип; 9 – желточный проток; 10 – ветви кишечника; 11 – семенники; 12 – экскреторный пузырь; 13 – матка; 14 – семяпроводы; 15 – скорлуповые железы; 16 – семяприемник; 17 – яичник; 18 – совокупительный орган (по Смиту)

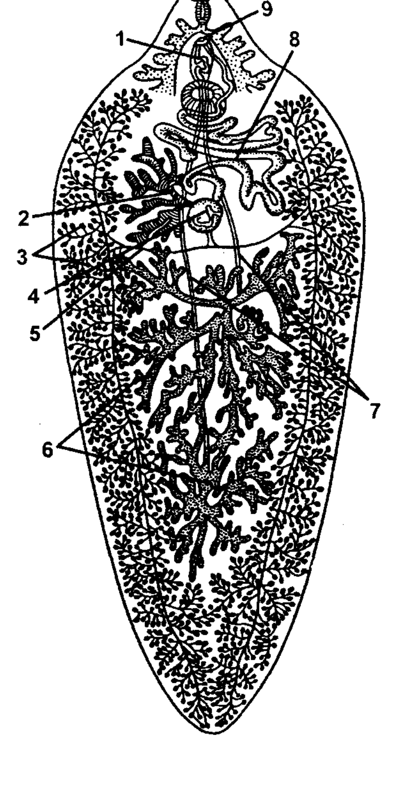
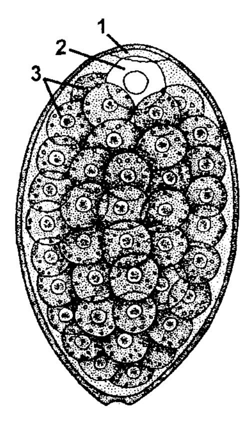


Рис. 101. *Строение половой системы печеночного сосальщика (Fasciola hepatica):*
1 – совокупительный орган; 2 – яичник; 3 – желточники; 4 – комплекс скорлуповых желез; 5 – желточные протоки; 6 – семенники; 7 – семяпровод; 8 – матка; 9 – наружное отверстие половой клоаки (по Чендлеру, с изменениями и дополнениями)

Рис. 102. *Сложное яйцо печеночного сосальщика (×500):*
1 – крышечка; 2 – яйцевая клетка; 3 – желточные клетки (по Зоммеру)



Для сосальщиков характерен *сложный жизненный цикл*, который проходит со сменой одного или нескольких промежуточных хозяев и с чередованием поколений (рис. 103). Напоминаем, что ***окончательным хозяином называется макроорганизм, в котором происходит половое размножение паразита, а промежуточным тот, у кого паразит размножается бесполым путем.*** Взрослый гермафродитный червь – *марита* – паразитирует во внутренних органах позвоночных животных. Оплодотворенные яйца обычно выходят с фекалиями из организма хозяина, для правильного развития они должны попасть в воду,

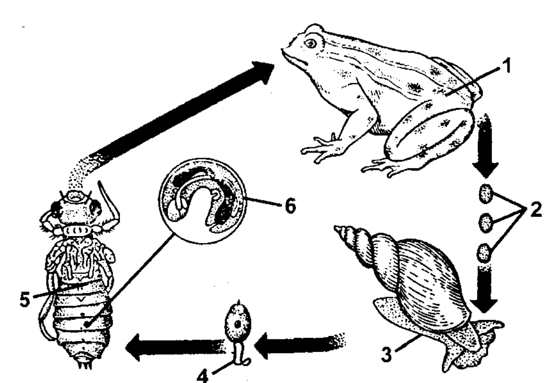


Рис. 103. *Схема типичного жизненного цикла дигенетического сосальщика:*
1 – окончательный хозяин (лягушка), в котором паразитируют половозрелые сосальщики гермафродитного поколения (мариты); 2 – яйца сосальщика, выходящие из кишечника хозяина в воду; 3 – первый промежуточный хозяин (улитка), в котором паразитируют партеногенетические поколения; 4 – свободноплавающая личинка (церкария), внедряющаяся в тело второго промежуточного хозяина; 5 – второй промежуточный хозяин (водная личинка стрекозы), в полости тела которой инцистировалась метацеркария (6). Окончательный хозяин заражается паразитом, поедая личинку стрекозы с метацеркарией (по Смиту, с изменениями В. А. Догеля)

где из яйца выходит личинка – *мирацидий*, покрытая ресничками и способная активно плавать (рис. 104). Мирацидий снабжен глазками и сенсилами, благодаря чему он активно ищет своего первого промежуточного хозяина (которым у всех сосальщиков является моллюск определенного вида для каждого паразита) за счет фото- и хемотаксиса. Обнаружив моллюска, мирацидий прикрепляется к нему и с помощью хоботка проникает в его ткани, выделяя при этом секрет своей верхушечной железы, который содержит протеолитические ферменты.

Оказавшись внутри моллюска, мирацидий сбрасывает реснички и превращается в бесформенную неподвижную личинку – *спороцисту* (рис. 105), содержащую зародышевые клетки, из которых образуются новые личинки. Популяция зародышевых клеток увеличивается за счет их деления – это явление называется *полиэмбрионией*. Таким образом, спороциста размножается партеногенетически (без оплодотворения) и дает начало большому количеству личинок следующего поколения – *редиям*, которые выходят из нее через разрыв стенки. Редии устроены сложнее спороцисты, поскольку способны двигаться, имеют пищеварительную систему (рис. 106) и питаются, засасывая с помощью мускулистой глотки ткани моллюска.

Редии также размножаются партеногенезом, давая начало другим редиям, которые выходят из нее, не разрывая стенку, а через специальное отверстие. В дальнейшем редии, размножаясь, дают начало не другим редиям, а следующей личинке – *церкарию*, которая уже во многом похожа на взрослого червя (мариту) (рис. 107). Особенностью церкария является наличие

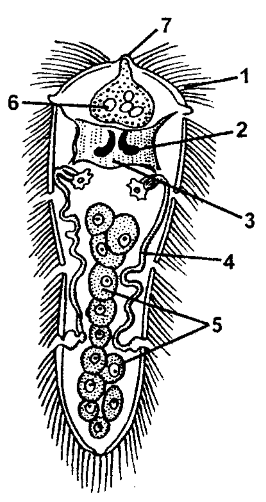
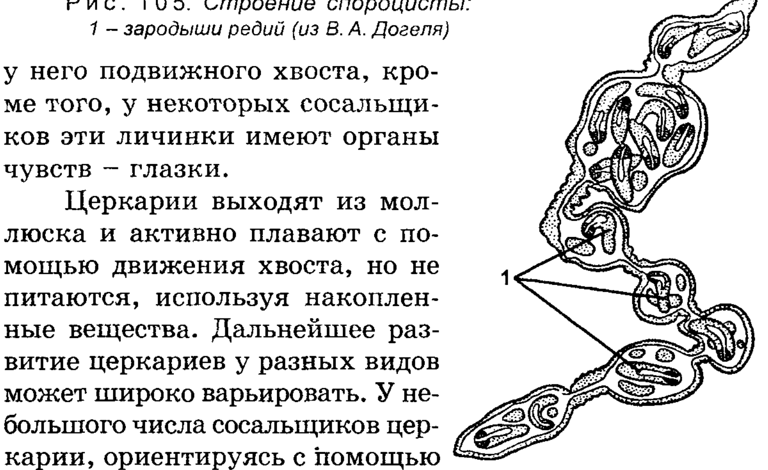


Рис. 104. *Строение мирацидия: 1 – реснички; 2 – глаза; 3 – мозговой ганглий; 4 – протонефридии; 5 – зародышевые клетки; 6 – железа мирацидия; 7 – хоботок (из В. А. Догеля)*

Рис. 105. *Строение спороцисты: 1 – зародыши редий (из В. А. Догеля)*



у него подвижного хвоста, кроме того, у некоторых сосальщиков эти личинки имеют органы чувств – глазки.

Церкарии выходят из моллюска и активно плавают с помощью движения хвоста, но не питаются, используя накопленные вещества. Дальнейшее развитие церкариев у разных видов может широко варьировать. У небольшого числа сосальщиков церкарии, ориентируясь с помощью глазков (органов химического чувства у церкариев нет), самостоятельно находят окончательного хозяина и проникают в него. У других видов церкарий прикрепляется к прибрежной траве и инцистируется, превращаясь в *адолескария*, которого затем проглатывает окончательный хозяин. Однако у большинства видов церкарии проникают во второго промежуточного хозяина, используя при этом расположенный на переднем конце тела игловидный стилет и выделяя в образовавшееся отверстие секрет *желез проникновения*, который разрушает ткань и расширяет отверстие. Оказавшись в организме второго промежуточного хозяина, церкарии отделяют хвост и стилет, инцистируются и переходят в покоящуюся стадию – *метацеркариев* (рис. 108). Превращение метацеркария в мариту происходит в том случае, если промежуточный хозяин будет съеден окончательным хозяином.

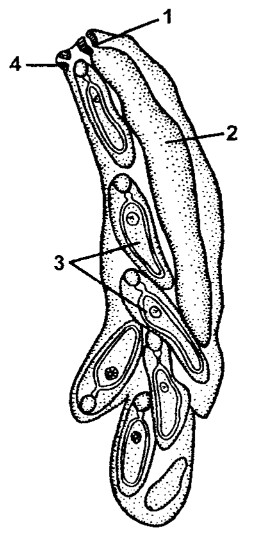


Рис. 106. *Строение редии: 1 – глотка; 2 – мешковидный кишечник; 3 – зародыши церкарий; 4 – отверстие для выхода зрелых церкарий (из В. А. Догеля)*

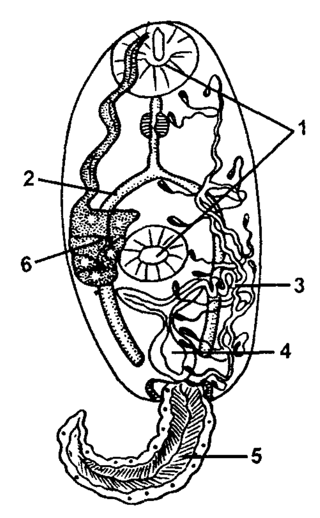


Рис. 107. *Строение церкария: 1 – ротовая и брюшная присоски; 2 – кишечник; 3 – выделительные каналы; 4 – мочевой (экскреторный) пузырь; 5 – хвост церкария; 6 – железы проникновения (из В. А. Догеля)*

Как мы уже говорили, многие сосальщики паразитируют у человека, вызывая заболевания – трематодозы. Рассмотрим особенности жизненных циклов некоторых из них.

Печеночный сосальщик (Fasciola hepatica) распространен повсеместно. Он вызывает заболевание *фасциолез*. Марита паразитирует в желчных протоках, желчном пузыре человека, изредка в протоке поджелудочной железы у крупных наземных позвоночных и человека, которые являются для паразита окончательным хозяином. Этот сосальщик относится к числу крупных, поскольку достигает до 5 см в длину. Промежуточный хозяин у него один – малый прудовик, в котором развитие паразита длится в течение 30 – 60 дней, после чего выходит церкарий и инцистируется на прибрежной траве, становясь адолескарием (рис. 109). Заражение происходит при поедании травоядными животными водных растений. Человек может заразиться при употреблении сырой воды, в которой может находиться оторвавшийся адолескарий. Вредное воздействие паразита на организм окончательного хозяина состоит в том, что взрослый червь разрушает слизистую оболочку желчных путей, чем вызывает воспаление и склерозирование протоков и в конечном итоге атрофию

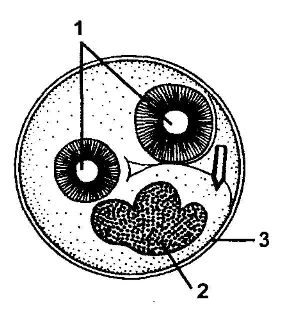


Рис. 108. *Строение метацеркария: 1 – ротовая и брюшная присоски; 2 – мочевой (экскреторный) пузырь; 3 – оболочка цисты метацеркария (из В. А. Догеля)*



Рис. 109. *Жизненный цикл печеночного сосальщика (Fasciola hepatica): 1 – марита из желчных ходов печени рогатого скота; 2 – яйцо; 3 – мирацидий (во внешней среде); 4 – развитие партеногенетических поколений и церкарий в организме промежуточного хозяина – малого прудовика (а – спороцисты; б, в – редии; г – церкарий); 5 – свободноплавающий церкарий; 6 – инцистировавшийся на траве адолескарий (из Чендлера, с изменениями В. А. Догеля)*

паренхимы печени. Кроме того, он может затруднить отток желчи, из-за чего она попадает не в кишечник, а в кровь, при этом развивается механическая желтуха.

Шистосомы, или кровяные сосальщики (рис. 110), вызывают заболевания *шистосомозы*. В отличие от большинства сосальщиков, шистосомы заселяют кровеносные сосуды (обычно вены). Другая особенность этих паразитов состоит в том, что они являются раздельнополыми, причем с выраженным половым диморфизмом – самец внешне сильно отличается от самки. Так, самцы имеют широкое тело, а самки длиннее и намного уже, они постоянно находятся в специальном *гинекофорном канале* на брюшной стороне самца (поэтому они всегда встречаются парами). Яйца имеют шип, с помощью которого они попадают в полость внутренних органов и через них выделяются во внешнюю среду. В каждом яйце находится сформированный мирацидий, и дальнейшее развитие паразита осуществляется в водной среде с одним промежуточным хозяином, которым, как и у всех

Рис. 110. *Шистосома, возбудитель мочеполового шистосомоза (Schistosoma haematobium): более широкий самец держит самку в своем брюшном желобе (по Лоосу, с изменениями)*

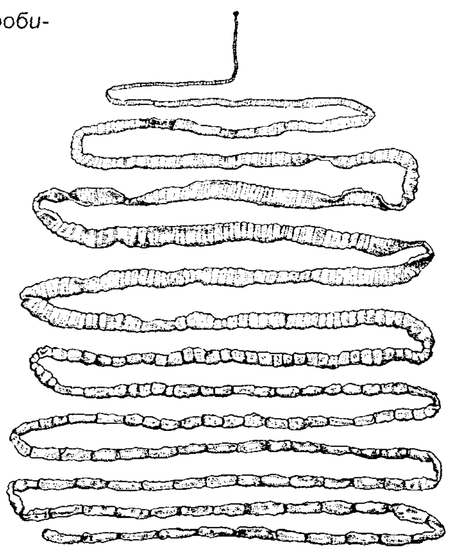
других сосальщиков, является моллюск. Вышедшие из моллюска церкарии имеют раздвоенный хвост, с помощью которого они активно плавают в поисках окончательного хозяина – человека и других млекопитающих. Проникновение в организм окончательного хозяина происходит путем активного вбуравливания церкария в его тело. Так, например, человек заражается ими во время купания. После этого личинки попадают в кровеносные сосуды и поселяются преимущественно в венах брыжеек и различных органов малого таза. Паразит вызывает иммунные реакции, а также разрушает стенки сосудов.

Класс Ленточные черви (Cestoidea)

Все цестоды, как и сосальщики, являются эндопаразитами, однако их строение и жизнедеятельность демонстрируют более значительные адаптации к паразитическому образу жизни, из-за чего их можно считать своеобразным «эталоном» среди многоклеточных паразитов. Взрослые особи живут в просвете кишечника позвоночных, а личиночные стадии проходят в организме промежуточных хозяев, которыми могут быть как позвоночные, так и беспозвоночные животные. Число видов ленточных червей превышает 3000.

Внешнее строение. Тело цестод имеет вид тонкой ленты и обычно подразделяется на головку, шейку и стробилу, состоящую из большего или меньшего количества нитчато соединенных между собой члеников (из-за чего их еще называют цепнями, рис. 111), очень редко тело бывает цельным (рис. 112). Окраска тела обычно светлая и однотонная.

Рис. 111. *Общий вид стробилы бычьего солитера (по Холодковскому)*



Головка, или *сколекс*, обеспечивает прикрепление червя к стенке кишки. Для этого на ней имеются присоски (обычно их четыре), а у некоторых еще и крючья (рис. 113). У некоторых цестод присоски имеют вид длинных щелевидных желобков, которые сливаются по переднему краю, они называются *ботриями* (см. далее рис. 116-А). Иногда имеются дополнительные присоски, которые располагаются по нескольку на выростах сколекса – *ботридии* (*греч.* botrys – гроздь) (см. далее рис. 115-Г). Если имеются обе эти структуры – присоски и крючья, то червь называется *вооруженным* (рис. 114, 115), если имеются только присоски – *невооруженным* (см. рис. 116). У вооруженных цепней крючья могут располагаться непосредственно на поверхности сколекса (см. рис. 115-А) или на его хоботке (их может быть несколько – см. рис. 114), который способен втягиваться.

За головкой следует нерасчлененная *шейка*, от которой постоянно отшнуровываются кзади членики – *проглоттиды*, их совокупность называется стробилой. Количество члеников определяет длину цепня, и у разных представителей оно может широко варьировать (от трех до нескольких тысяч). Соответственно, неодинакова и длина червей – от 1 мм до 10 м и более (описаны случаи достижения цепнем двадцатиметровой длины!). Такие крупные гельминты не могут присутствовать в организме хозяина во множестве, иначе они быстро истощат хозяина и приведут его к преждевременной

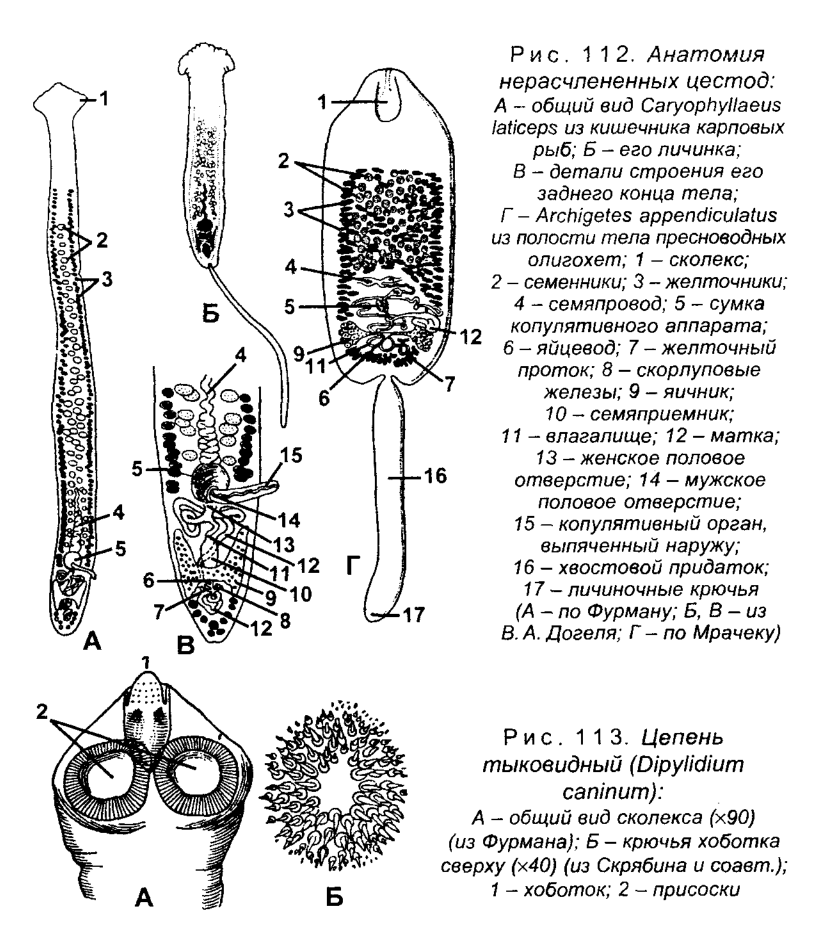


Рис. 112. *Анатомия нерасчлененных цестод:* *А – общий вид Caryophyllaeus laticeps из кишечника карповых рыб; Б – его личинка; В – детали строения его заднего конца тела; Г – Archigetes appendiculatus из полости тела пресноводных олигохет; 1 – сколекс; 2 – семенники; 3 – желточники; 4 – семяпровод; 5 – сумка копулятивного аппарата; 6 – яйцевод; 7 – желточный проток; 8 – скорлуповые железы; 9 – яичник; 10 – семяприемник; 11 – влагалище; 12 – матка; 13 – женское половое отверстие; 14 – мужское половое отверстие; 15 – копулятивный орган, выпяченный наружу; 16 – хвостовой придаток; 17 – личиночные крючья (А – по Фурману; Б, В – из В. А. Догеля; Г – по Мрачеку)*

Рис. 113. *Цепень тыковидный (Dipylidium caninum):* *А – общий вид сколекса (×90) (из Фурмана); Б – крючья хоботка сверху (×40) (из Скрябина и соавт.); 1 – хоботок; 2 – присоски*

смерти, что отнюдь не выгодно паразиту, так как при этом погибнет и он. Поэтому крупных цепней еще называют *солитерами* (*франц.* solitaire = *лат.* solitarius – одинокий), указывая на то, что они встречаются поодиночке.

Членики функционируют независимо друг от друга, поскольку у каждого из них имеется полный набор необходимых для жизнедеятельности структур, тем более что крайнее упрощение организации этих червей сводит к минимуму численность внутренних органов. Самые молодые членики имеют наименьшие размеры. В дальнейшем они растут, при этом изменяется их внутренняя морфология (подробнее об этом ниже) и на конце

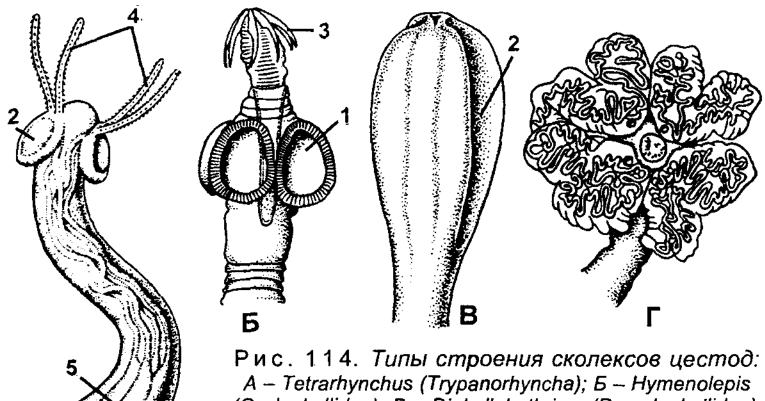


Рис. 114. *Типы строения сколексов цестод: А – Tetrarhynchus (Trypanorhyncha); Б – Hymenolepis (Cyclophyllidea); В – Diphyllobothrium (Pseudophyllidea); Г – Phyllobothrium (Tetraphyllidea); 1 – присоски; 2 – присасывательные ямки; 3 – крючья; 4 – хоботки, вооруженные крючьями; 5 – влагалища, в которые втягиваются хоботки (из В. А. Догеля)*

стробилы оказываются самые старые членики. Когда цепень достигает максимальных размеров, от его заднего конца начинают отрываться членики, которые затем выходят наружу (самостоятельно – за счет сокращения мускулатуры стенки тела или выносятся с фекалиями).

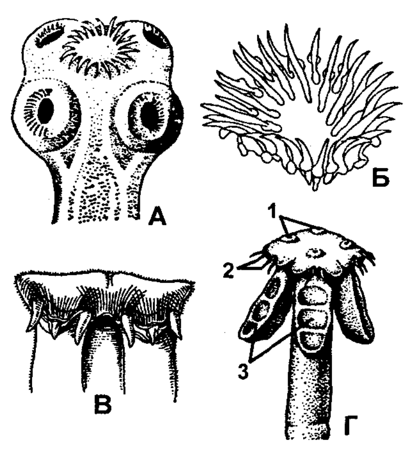


Рис. 115. *Вооруженные сколексы ленточных червей: А – сколекс свиного солитера (Taenia solium); Б – крючья сколекса свиного солитера; В – сколекс триенофоруса (Triaenophorus nodulosus); Г – сколекс акантоботриума (Acanfhobothrium coronafum); 1 – присоски; 2 – присасывательные ямки (ботридии); 3 – крючья (А – по Пфуртшеллеру, Б – из Скрябина и соавт., В – из Фурмана, Г – по А. А. Стрелкову)*

Внутреннее строение. *Кожно-мускульный мешок* цестод устроен по типу сосальщиков, т.е. имеется погруженный эпителий и ряды мышечных волокон – наружный кольцевой, внутренний продольный, у некоторых форм присутствует еще внутренний кольцевой слой. Имеются и дорзовентральные мышечные

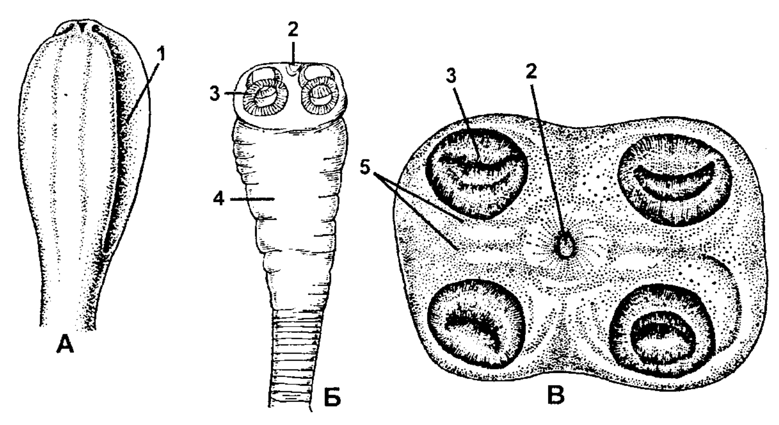


Рис. 116. *Сколексы невооруженных цепней:*
А – широкий лентец (Diphyllobothrium latum); Б – бычий солитер (Taeniarhynchus saginatus), вид сколекса сбоку (×15); В – бычий солитер, вид сколекса с вершины (×45): 1 – присасывательные щели (ботрии); 2 – терминальное вдавление; 3 – присоска; 4 – шейка; 5 – пигментные линии (А – из В. А. Догеля, Б – из Фурмана, В – из Скрябина и соавт.)

пучки. Эпителиальные клетки покрыты многочисленными волосковидными выростами (рис. 117), которые увеличивают общую поверхность червя и тем самым облегчают всасывание пищи.

Характерной особенностью ленточных червей является отсутствие у них пищеварительной системы. Поглощение необходимых веществ осуществляется через всю поверхность тела. Процесс в значительной степени упрощает то обстоятельство, что цестоды обитают в тонкой кишке, где пищевой субстрат подвергается ферментативному расщеплению пищеварительными соками хозяина. Следовательно, червь всасывает уже переработанные продукты, поэтому система внутреннего пищеварения им попросту не нужна – эту функцию за них выполняет пищеварительная система хозяина. Кроме того, клетки тегумента (покровного эпителия) способны вырабатывать протеолитические ферменты. Таким образом, тегумент ленточных червей действует на манер слизистой оболочки кишечника, в котором они паразитируют и конкурируют с ней за всасывание питательных веществ. Крупные размеры некоторых цестод делают их питание весьма обременительным для хозяина и приводят к его

истощению, тем более что продолжительность жизни паразита может исчисляться десятилетиями. Однако некоторые люди (прежде всего, женщины, обеспокоенные проблемой лишнего веса) иногда используют это обстоятельство и осознанно заражаются цепнями, дабы, не придерживаясь диет, сохранять малый вес.

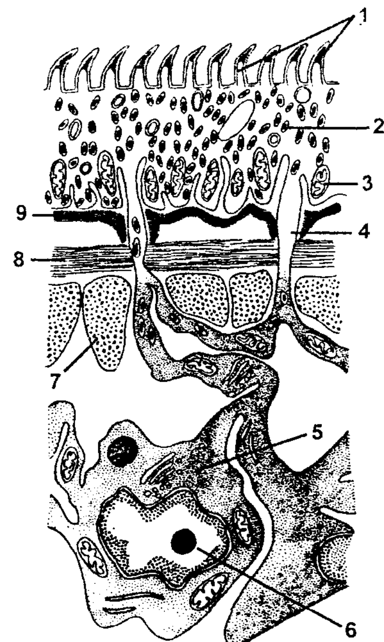


Рис. 117. Схема строения покровов цестод по данным электронной микроскопии: 1 – волосовидные выросты; 2 – наружный слой цитоплазмы с митохондриями (3) и различными включениями; 4 – цитоплазматические тяжи, соединяющие наружный слой цитоплазмы с погруженной частью тегумента; 5 – погруженные клеточные тела тегумента с ядрами (6); 7 – продольные мышцы; 8 – кольцевые мышцы; 9 – базальная мембрана (поперечный срез) (по Бегину)

Учитывая бескислородную среду обитания, цестоды перешли на анаэробный тип дыхания, поэтому у них в паренхиме в качестве запасного вещества накапливается гликоген в виде гранул. При необходимости энергетических затрат гликоген легко подвергается гидролизу, и образовавшаяся глюкоза вступает в реакции гликолиза. Продукты неполного расщепления субстрата цепни выделяют в полость кишечника, тем самым отравляя организм хозяина.

Выделительная система цестод, как и у всех плоских червей, протонефридиального типа. От задней части тела кпереди по бокам идет пара каналов, которые, достигнув сколекса, поворачивают назад и заканчиваются мочевым пузырем. Каналы соединяются между собой в каждом членике поперечными анастомозами (рис. 118). После отрыва первого членика мочевой пузырь навсегда

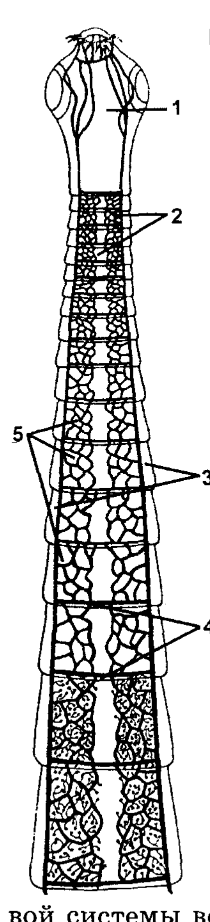


Рис. 118. *Выделительная система солитера: 1 – сколекс; 2 – проглоттиды; 3 – продольные боковые каналы выделительной системы; 4 – поперечные перемычки между продольными выделительными каналами; 5 – разветвления выделительных каналов (в двух последних члениках показаны мельчайшие ответвления, заканчивающиеся звездчатыми клетками) (по Шимкевичу)*

утрачивается и продукты выделения выводятся наружу через специальные отверстия.

Нервная система у ленточных червей развита очень слабо и состоит из парного мозгового ганглия и отходящих от него вперед и назад стволов, соединенных между собой перемычками (ортогон). Наиболее развиты два боковых ствола. От узлов и стволов отходят волокна, которые образуют подкожное нервное сплетение. Органы чувств представлены только чувствительными осязательными клетками, расположенными в эпителии. Других органов чувств у ленточных червей нет.

Половая система у ленточных червей *всегда гермафродитна*, она развита значительно лучше всех других внутренних систем. Организация половой системы во многом зависит от расположения членика в стробиле. В частности, наиболее молодые проглоттиды, расположенные вблизи головки червя, вообще лишены половых органов. У крупных цепней первые половые органы появляются на расстоянии нескольких десятков или даже сотен члеников (например, у бычьего цепня примерно у двухсотого членика) от головки червя. Поскольку вначале всегда развиваются мужские органы, такие членики называются *мужскими*. *Мужская половая система* состоит из многочисленных мелких семенников, рассеянных в паренхиме, от которых отходят тонкие семявыносящие

протоки. Последние сливаются между собой и образуют семяпровод, который направляется к одной из боковых частей членика и там проходит через мускулистый совокупительный орган. При сокращении мышц этот орган выдвигается и входит в половую клоаку.

После того как мужская половая система полностью сформировалась, в проглоттиде начинают появляться женские половые органы и членик получает название *гермафродитного* (рис. 119). *Женская система* состоит из крупного яичника, образованного множеством долек. От него отходит яйцевод, который впадает в оотип. Туда же впадает проток желточника и скорлуповых желез. Оотип соединен с половой клоакой посредством трубчатого влагалища. Кроме того, от оотипа отходит мешковидная матка.

У разных форм ленточных червей возможно как перекрестное оплодотворение, так и самооплодотворение. В последнем случае совокупительный орган вводит сперму во влагалище соседнего членика или даже своего. Через влагалище сперма попадает в оотип, где и происходит оплодотворение яйцеклеток. Затем вокруг яиц формируется скорлупа, и в таком состоянии яйца поступают в матку, где и проходит начальное развитие эмбрионов. По мере поступления яиц матка постепенно растягивается, при этом от нее отходят боковые ответвления, количество и форма которых специфичны для каждого вида (рис. 120), что очень важно при диагностике гельминтоза. В итоге основной объем проглоттиды занимает разросшаяся матка, набитая яйцами, а яичник и все органы мужской половой системы подвергаются инволюции (дегенерируют и разрушаются). Такие членики располагаются в конце стробилы и называются *зрелыми*. Постепенно они отрываются и выносятся из организма вместе с фекалиями или выходят из кишечника через анальное отверстие за счет сокращения мускулатуры кожно-мускульного мешка.

У разных видов цестод матка может оставаться замкнутой или же сообщаться с окружающей средой

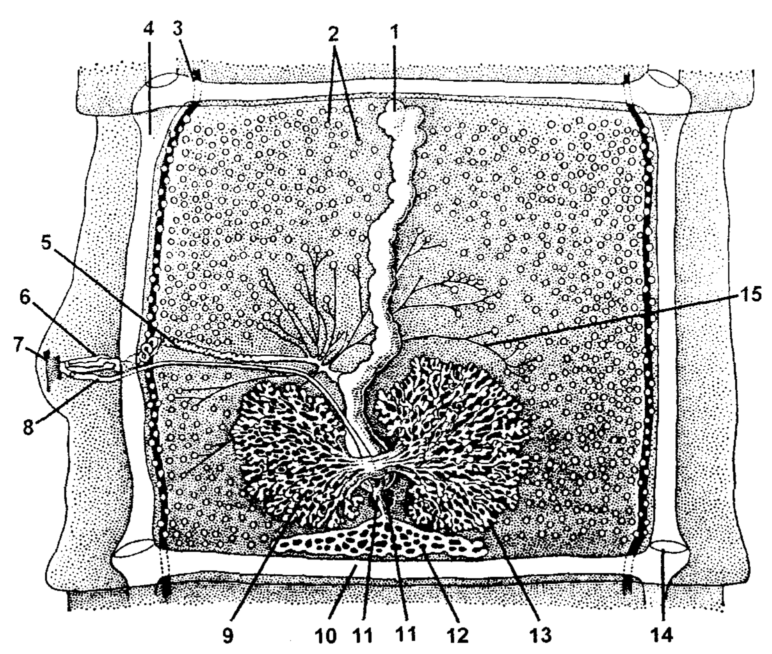


Рис. 119. *Бычий солитер (Taeniarhynchus saginatus). Общий вид окрашенного гермафродитного членика (×10):*
1 – матка; 2 – семенники; 3 – внутренний дорзальный канал выделительной системы; 4 – наружный вентральный выделительный канал; 5 – семяпровод; 6 – сумка цирруса; 7 – половая клоака; 8 – влагалище; 9 – яичник; 10 – поперечный анастомоз выделительной системы; 11 – оотип; 12 – скорлуповые железы; 13 – желточник; 14 – клапаны продольного выделительного канала; 15 – семенные канальцы (из Зоммера)

через особый проток. В первом случае поступающие яйца не могут выйти из этого органа и со временем переполняют его, сильно растягивая стенки (например, у свиного и бычьего солитеров). По этой причине матка становится очень большой, что, в свою очередь, приводит к значительному увеличению размеров, особенно продольных, зрелого членика (см. рис. 120-А, 120-Б, 120-В, рис. 121). Поскольку яйца сами не могут выйти из матки, необходимо, чтобы во внешней среде оказался весь членик. Поэтому дистальные членики (наиболее старые) постоянно отрываются и выносятся наружу, из-за чего длина стробилы остается постоянной. Следовательно, для таких червей характерно существенное изменение

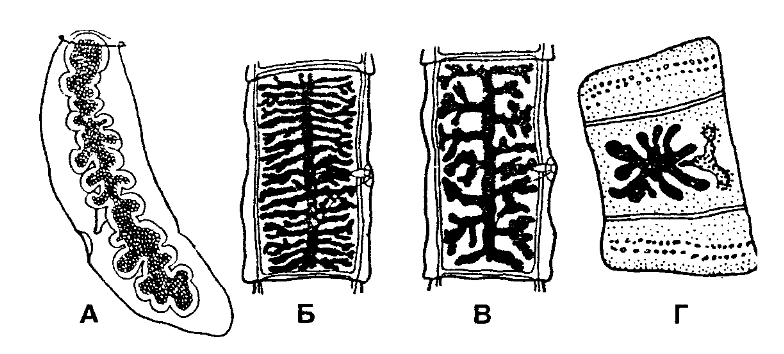


Рис. 120. *Зрелые членики ленточных червей, паразитирующих у человека:*
А – эхинококк; Б – бычий солитер; В – свиной солитер; Г – широкий лентец (из В. А. Догеля)

организации половой системы у члеников в зависимости от расположения их в стробиле (рис. 122).

Во втором случае сформировавшиеся и оформленные яйца находятся в матке относительно недолго и постепенно выводятся наружу (например, у широкого лентеца) через отверстие матки на плоской поверхности проглоттиды (рис. 123). При этом матка растягивается умеренно, из-за чего продольные размеры членика остаются небольшими (см. рис. 120-Г) и уступают поперечным размерам. Поскольку у таких лентецов яйца самостоятельно выходят из матки, отпадает необходимость в обязательном отрыве для этого членика. Поэтому у них проглоттиды дольше остаются в составе стробилы, что влечет за собой значительное увеличение ее общей длины (как мы уже говорили выше, длина широкого лентеца может превышать 20 м!).

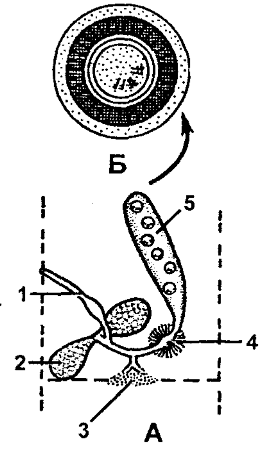


Рис. 121. *Строение половой системы бычьего солитера (Taeniarhynchus saginatus):*
А – схема строения женской половой системы; Б – яйцо с заключенной внутри онкосферой; 1 – влагалище; 2 – яичник; 3 – желточник; 4 – оотип; 5 – матка (матка слепо замкнута, яйца лишены крышечки, развиваются в матке) (по Смиту)

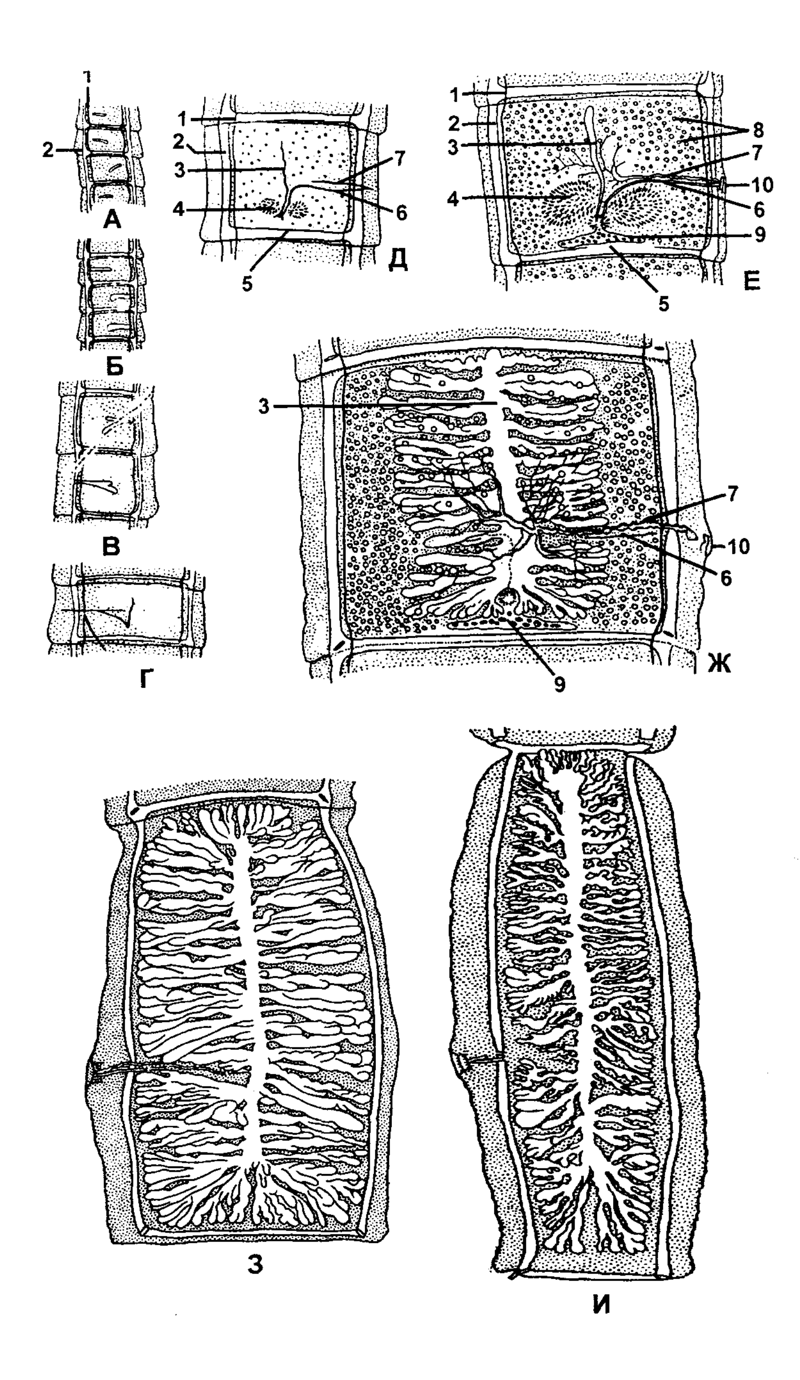
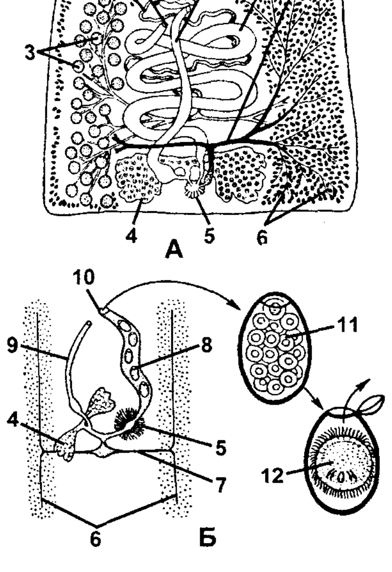

1
2
А
Б
В
Г
1
2
3
4
7
6
5
Д
1
2
3
4
8
7
10
6
9
5
Е
3
7
10
6
9
Ж
З
И

Рис. 123. *Строение полового аппарата широкого лентеца (Diphyllobothrium latum):*
А – гермафродитный членик (из Шульца и Гвоздева); Б – схема строения женской половой системы (по Смиту);
1 – совокупительный орган; 2 – семяпровод; 3 – семенники; 4 – яичник; 5 – оотип; 6 – желточники; 7 – желточный проток; 8 – матка; 9 – влагалище; 10 – отверстие матки. Сложные яйца (11), снабженные крышечкой, выходят в воду, где в них развивается свободная личинка – корацидий (12)



Развитие. Как и у всех паразитических плоских червей, у цестод сложный жизненный цикл со сменой промежуточных хозяев, т.е. они являются биогельминтами. В половозрелом состоянии червь находится в просвете кишечника, прикрепившись к стенке кишки соответствующими структурами сколекса. Как мы уже говорили, яйца оказываются во внешней среде, либо высыпаясь из матки (у тех видов, у которых имеется наружное отверстие матки), либо вместе с оторвавшимися от стробилы зрелыми члениками (после этого стенка членика подсыхает, лопается и яйца высыпаются).

В яйце содержится личинка сферической формы, снабженная шестью крючьями, – *онкосфера*. Следует отметить, что крючья личинки не имеют никакого отношения к прикрепительным крючьям взрослых форм вооруженных цестод и в последующем личинка от них

Рис. 122. *Бычий солитер (Taeniarhynchus saginaius). Изменение половой системы в пределах стробилы (увеличено):*
А – 140 – 143-й членик от шейки; Б – 180-й членик; В – 270-й членик; Г – 290-й членик; Д – 380-й членик; Е – 570-й членик; Ж – 790-й членик; З – 1100-й членик; И – 1215-й членик; 1 – внутренний канал выделительной системы; 2 – наружный выделительный канал; 3 – матка; 4 – яичник; 5 – поперечный выделительный канал; 6 – влагалище; 7 – семяпровод; 8 – семенники; 9 – желточник; 10 – половая клоака (из Зоммера)

избавится. Из оболочки яйца онкосфера не выходит до тех пор, пока не будет проглочена промежуточным хозяином, который у разных видов гельминтов свой. К тому же имеются виды (например, широкий лентец), у которых промежуточный хозяин не один, а два. Оказавшись в пищеварительном тракте промежуточного хозяина, онкосфера освобождается от оболочки яйца. Затем она с помощью крючьев прободает стенку кишки и проникает в просвет кровеносного сосуда. Напоминаем, что все вены тонкой кишки впадают в конечном итоге в воротную вену, которая впадает в печень. Некоторые цестоды продолжают свое дальнейшее развитие именно там (например, эхинококк), другие же разносятся с током крови по другим органам и тканям промежуточного хозяина. Осев в определенном органе, онкосфера изменяется, превращаясь в личинку следующего типа – *финну*. У разных цестод выделяют различные типы финн (рис. 124). Финна в виде пузыря, заполненного жидкостью, внутрь которого ввернута головка с присосками, называется *цистицерком*. Если в таком пузыре имеется несколько ввернутых головок, то финна называется *ценуром*. У *цистицеркоида* спереди имеется вздутая часть с ввернутой внутрь нее головкой, а сзади вздутия – хвостовидный придаток. *Эхинококк* представляет собой довольно крупный пузырь, внутрь которого ввернуты многочисленные почкующиеся головки. Наконец последний тип финны – *плероцеркоид* (см. далее рис. 128-З) – имеет червеобразную форму и снабжен присосками.

Финна в дальнейшем пребывает в состоянии покоя, дожидаясь

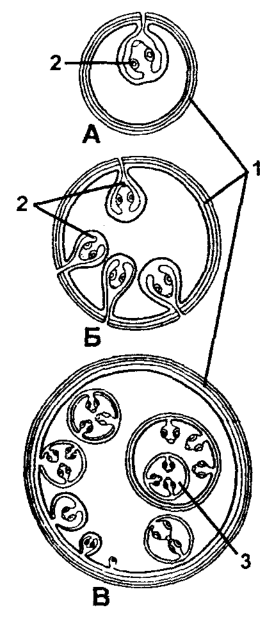


Рис. 124. *Схема строения различных типов финн:*
А – цистицерк; Б – ценур; В – эхинококк; 1 – стенка пузыря финны; 2 – ввернутые головки; 3 – почкование головок в дочерних пузырях (по Скрябину и Шульцу)

попадания в пищеварительную систему окончательного хозяина. Обычно это происходит при поедании последним промежуточного хозяина. Оказавшись в кишечнике окончательного хозяина, финна превращается в молодого цепня. При этом головка выворачивается из пузыря и прикрепляется к стенке кишки. После этого от шейки начинают отшнуровываться молодые членики и постепенно вырастает стробила червя.

У разных видов могут быть определенные отклонения от описанной схемы, при этом промежуточное развитие может быть связано с водной средой и со сменой нескольких промежуточных хозяев, а также возможны и другие особенности.

Как мы уже говорили, все ленточные черви являются паразитами различных позвоночных животных. Для многих из них человек является окончательным или промежуточным хозяином. Общее название вызываемых ими заболеваний называется цестодозами. Наибольшее медицинское значение имеют отряды циклофиллиды (Cyclophyllidea) и псевдофиллиды (Pseudophyllidea), в которые входят большинство паразитов человека. Для лучшего понимания их патогенного значения рассмотрим циклы развития некоторых из них.

Отряд циклофиллиды (Cyclophyllidea) включает ленточных червей, головка которых снабжена четырьмя присосками, многие из них вдобавок имеют крючья. Поскольку матка у них не имеет сообщения с внешней средой, яйца выходят наружу вместе с оторвавшимися от конца стробилы члениками. В этот отряд входят многие патогенные черви – *солитеры*, или *цепни*.

Свиной солитер, или вооруженный цепень (Taenia solium), во взрослом состоянии является возбудителем заболевания *тениоза*, заражение финнами вызывает заболевание *цистицеркоза*. Эти заболевания распространены повсеместно. Половозрелая особь обитает в тонкой кишке человека и поглощает питательные вещества из химуса.

Длина стробилы достигает 2 – 3 метров (изредка встречаются более крупные экземпляры). Сколекс червя, кроме четырех присосок, имеет двойной венчик

из 22 – 32 кутитикулярных крючьев (см. рис. 115-А, 115-Б). Диагностическими признаками гермафродитных члеников является наличие третьей доли яичника (рис. 125), а также относительно небольшое количество ответвлений матки в зрелом членике (семь – двенадцать). Длина зрелого членика превышает его ширину. Дистальные (концевые) членики отрываются от стробилы и с фекалиями выносятся наружу. Кроме того, членики способны выходить из ануса самостоятельно, после чего они некоторое время активно ползают по телу, а затем подсыхают на воздухе, лопаются и из матки во множестве высыпаются яйца с онкосферами внутри, засоряя окружающие предметы. Переносу яиц также способствуют насекомые – тараканы и особенно мухи, а также птицы.

Дальнейшее развитие паразита происходит в организме промежуточного хозяина, которым, как следует из названия паразита, главным образом является свинья. Однако, кроме диких и домашних свиней, промежуточным хозяином свиного солитера могут быть и другие позвоночные – кошки, собаки и человек (в таком случае заболевание человека называется цистицеркозом). Роясь в нечистотах, животные заглатывают яйца цепня, а в кишечнике из них выходят шестикрючные онкосферы. Человек также может проглотить яйца, не соблюдая гигиенические правила, например употребляя сырую воду. Кроме того, возможно развитие яиц у больных тениозом, т.е. носителей половозрелых особей, поскольку присутствие крупного червя в кишечнике нарушает его деятельность и иногда приводит к обратной перистальтике. Из-за этого зрелые членики могут оказаться в желудке, где они разрушаются, а из яиц освобождаются онкосферы. Заражение организма яйцами того паразита, который в нем живет, называется *аутоинвазией*.

Как мы уже говорили, онкосферы попадают в кровяное русло и разносятся по организму, оседая главным образом в мышцах, реже в других органах (легких, глазах, мозге и др.). Примерно через два месяца из онкосфер развиваются финны – цистицерки (рис. 126). Заражение финнами происходит при употреблении сырого или плохо обработанного финнозного мяса. В кишке

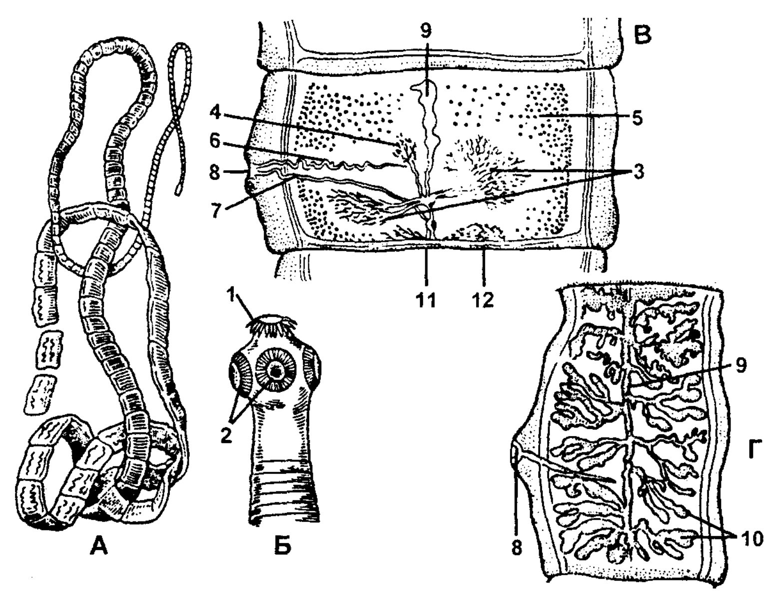


Рис. 125. *Свиной солитер, или вооруженный цепень (Taenia solium): А – стробила; Б – сколекс; В – гермафродитная проглоттида; Г – зрелая проглоттида; 1 – крючья на сколексе; 2 – присоски; 3 – яичник; 4 – третья (добавочная) долька яичника; 5 – семенники; 6 – семяпровод; 7 – влагалище; 8 – циррусная сумка; 9 – главный ствол матки; 10 – боковые ответвления матки; 11 – тельца Мелиса; 12 – желточник (по А. А. Слюсареву и соавт.)*

окончательного хозяина головка финны выворачивается и прикрепляется к стенке органа, после чего от шейки отшнуровываются молодые проглоттиды.

Значительно более опасно заболевание цистицеркозом, поскольку с током крови онкосферы заносятся в различные органы и развивающиеся финны вызывают мучительные боли, воспалительные процессы и могут нарушать деятельность органа (например, развитие цистицерков в глазном яблоке приводит к слепоте, а в мозге – к смерти). Ситуацию осложняет то, что удаление финн возможно только хирургическим путем.

Отряд псевдофиллиды (Pseudophyllidea) включает ленточных червей, на сколексе которых вместо округлых присосок имеются присасывательные ямки и желобки (ботридии и ботрии). Кроме них, у некоторых видов на сколексе могут присутствовать одиночные крючья. Матка сообщается с окружающей средой посредством

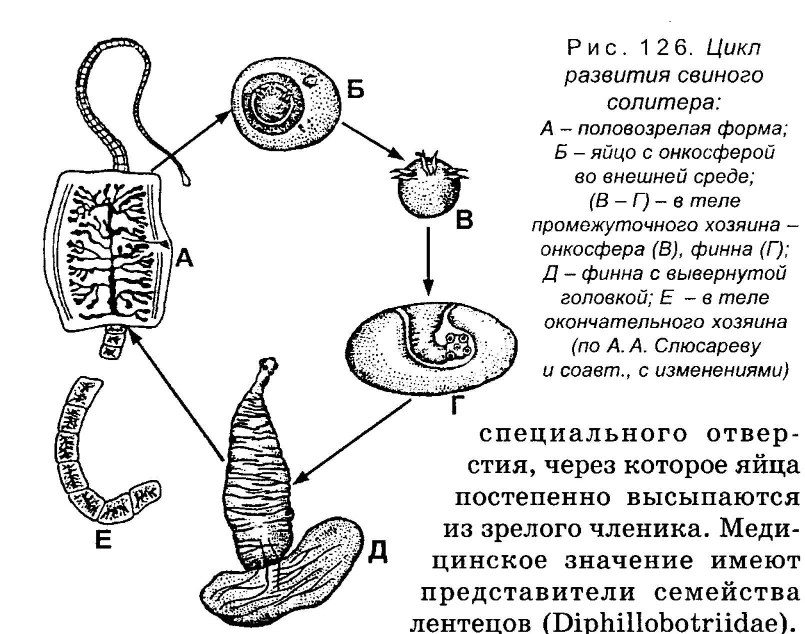


Рис. 126. *Цикл развития свиного солитера:*
А – половозрелая форма; Б – яйцо с онкосферой во внешней среде; (В – Г) – в теле промежуточного хозяина – онкосфера (В), финна (Г); Д – финна с вывернутой головкой; Е – в теле окончательного хозяина (по А. А. Слюсареву и соавт., с изменениями)

специального отверстия, через которое яйца постепенно высыпаются из зрелого членика. Медицинское значение имеют представители семейства лентецов (Diphillobotriidae).

Широкий лентец (Diphillobothrium latum) (рис. 127) вызывает заболевание *дифиллоботриоз*. Ареал распространения паразита очень широк и связан с водоемами, где проходит промежуточное развитие паразита. В России природные очаги находятся в прибрежных населенных пунктах (главным образом реки Северо-Запада и Сибири, бассейн Волги и Днестра). Половозрелая особь живет в тонкой кишке человека, а также многих плотоядных млекопитающих.

Широкий лентец является одним из самых крупных гельминтов человека – длина взрослого червя может превышать 10 м. На сплющенном с боков яйцевидной формы сколексе длиной около 2,5 мм имеются две присасывательные борозды (ботрии), крючья отсутствуют. После сколекса следует длинная (около 15 мм) шейка, от которой отшнуровываются членики. Уже на расстоянии 3 – 4 см от шейки в проглоттидах начинают закладываться половые органы. В члениках, расположенных на расстоянии 60 см от шейки, происходит оплодотворение, и матка начинает заполняться яйцами. Заполненная матка образует многочисленные петли, которые

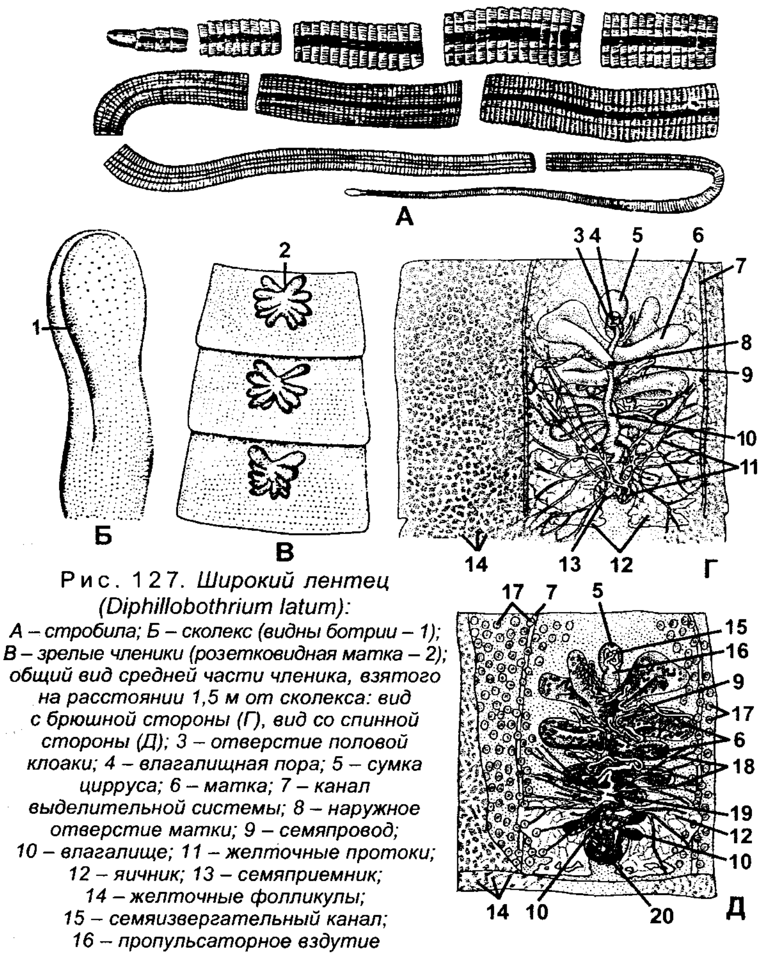


Рис. 127. *Широкий лентец (Diphillobothrium latum):*
А – стробила; Б – сколекс (видны ботрии – 1); В – зрелые членики (розетковидная матка – 2); общий вид средней части членика, взятого на расстоянии 1,5 м от сколекса: вид с брюшной стороны (Г), вид со спинной стороны (Д); 3 – отверстие половой клоаки; 4 – влагалищная пора; 5 – сумка цирруса; 6 – матка; 7 – канал выделительной системы; 8 – наружное отверстие матки; 9 – семяпровод; 10 – влагалище; 11 – желточные протоки; 12 – яичник; 13 – семяприемник; 14 – желточные фолликулы; 15 – семяизвергательный канал; 16 – пропульсаторное вздутие семяпровода; 17 – семенники; 18 – семявыносящие канальцы; 19 – семенной пузырь; 20 – скорлуповые железы (по А. А. Слюсареву и соавт. (А – В), из Зоммера (Г, Д))

выделяются в зрелом членике в виде темноокрашенной розетки. Длина зрелого членика заметно меньше его ширины, поэтому в десятиметровой стробиле может насчитываться до 4000 члеников, тогда как стробила бычьего солитера почти такой же длины состоит лишь из немногим более 1000 члеников. Через отверстие матки яйца в огромном количестве попадают в полость кишки

и в последующем выносятся с фекалиями из организма хозяина. На узком конце яйца имеется крышечка. Следует отметить, что в яйце широкого лентеца отсутствует личинка (как у представителей предыдущего отряда), там находится оплодотворенная яйцеклетка — зигота, окруженная желточными клетками (рис. 128-А).

Для дальнейшего развития яйца должны попасть в воду, где продолжается личиночное развитие широкого лентеца, связанное со сменой промежуточных хозяев (рис. 128). После попадания в воду в яйце начинает развиваться личинка – *корацидий*, причем продолжительность процесса зависит от температуры окружающей воды (при 16°С оно длится до двух недель, а при 22 – 25°С – только шесть дней). Корацидий напоминает онкосферу (он также снабжен шестью крючьями), но покрыт ресничками (рис. 128-В) и способен медленно плавать. Через некоторое время личинку заглатывает первый промежуточный хозяин – веслоногий рачок-фильтратор (диаптомус и циклоп). В дальнейшем корацидий сбрасывает реснички, превращаясь в онкосферу, прободает стенку кишечника рачка и оказывается в полости его тела. Там личинка растет и водоизменяется в личинку следующего типа – *процеркоид*. Обычно это происходит на шестой – десятый день после заражения рачка (в холодной воде дольше). Сильно вытянутый в длину, процеркоид (0,5 – 0,6 мм) способен сокращаться, на его заднем конце имеется хвостовой отросток шаровидной формы с шестью крючьями (рис. 128-Е).

Дальнейшее развитие личинки широкого лентеца возможно только в организме второго промежуточного хозяина, которым является рыба, проглотившая зараженного рачка. В ее пищеварительном тракте ткани рачка перевариваются, а процеркоид остается невредимым. Он мигрирует из кишечника рыбы в ее мышцы и там превращается в следующую личинку – *плероцеркоида*, имеющего вид уплощенного белого червячка. Его тело покрыто складками и не расчленено, на переднем конце имеются две ботрии. Плероцеркоиды не погибают, если зараженную им рыбу съест другая рыба, – он

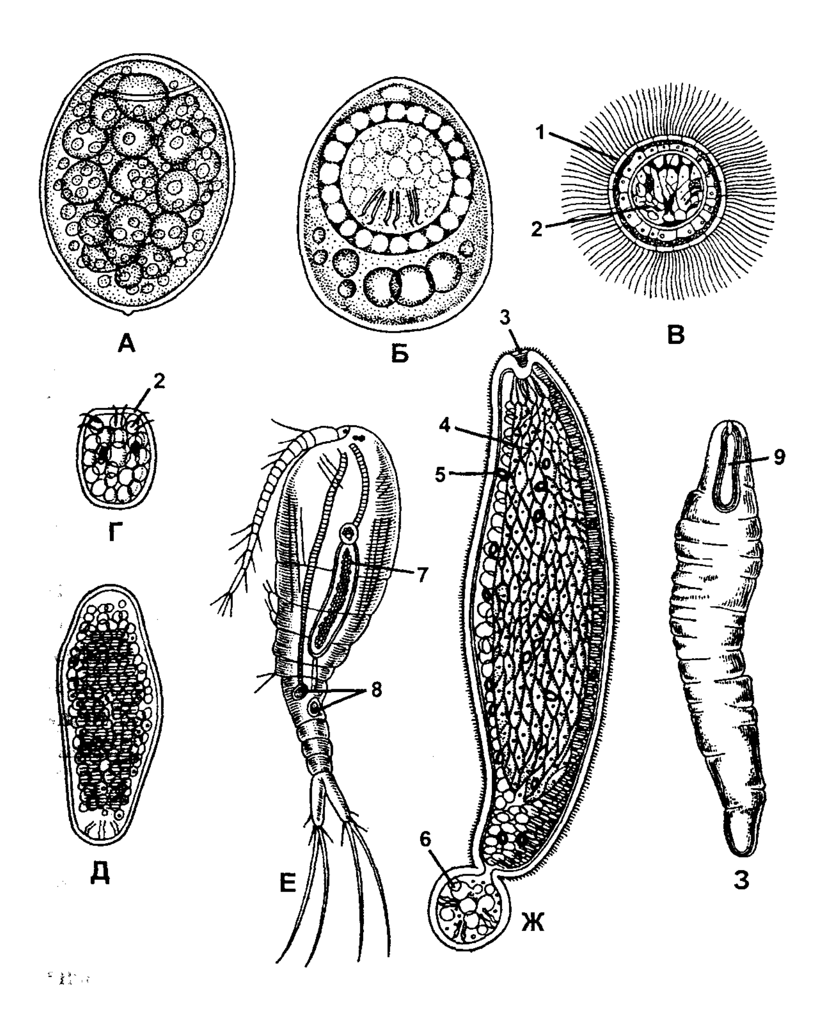


Рис. 128. *Широкий лентец (Diphillobothrium latum). Отдельные стадии развития:*

А – яйцевая капсула; Б – сформированный корацидий в лицевой капсуле (×800); В – корацидий; Г – онкосфера из полости тела Diaptomus на 4 – 5-й день после заражения; Д – вытянутая в длину личинка на 6-й день после заражения; Е – циклоп с процеркоидом и двумя онкосферами в полости тела (×100); Ж – процеркоид (×450); З – плероцеркоид из мышц рыбы (×10); 1 – синтициальный ресничный эпителий; 2 – крючки; 3 – вдавление переднего конца процеркоида; 4 – железистые клетки; 5 – известковое тельце; 6 – хвостовой придаток процеркоида; 7 – процеркоид; 8 – онкосферы; 9 – ботрий (А, В – из Скрябина и Шульца, Г – Ж – из Розена)

попросту осядет в его мышцах и во внутренних органах. Таким образом хищные рыбы (которые собственно рачками не питаются) в течение своей жизни могут накопить значительное количество плероциркоидов. Особенно часто зараженными оказываются щуки, налимы и судаки, реже – окуни и ерши.

Заражение окончательного хозяина плероцеркоидами происходит при употреблении в пищу сырой или плохо обработанной термически (непроваренной или непрожаренной), а также непросоленной рыбы или икры. Будучи проглоченным, плероцеркоид прикрепляется к стенкам тонкой кишки с помощью ботрий и вырастает в половозрелую особь.

Крупные размеры червя, потребляющего большое количество пищи, ведут к истощению организма хозяина, а клубки стробилы – к кишечной непроходимости, его ботрии, посредством которых сколекс присасывается к стенке кишки, повреждают слизистую оболочку. Кроме того, широкий лентец вызывает дисбактериоз, что, в свою очередь, приводит к нарушениям всасывания витаминов группы В (червь активно поглощает из полости кишки витамин B_{12}) и последующей анемии.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Каково строение кожно-мускульного мешка плоских червей?
2. Как функционирует протонефридий?
3. Как организована нервная система плоских червей?
4. Как происходит развитие сосальщиков?
5. Какие виды сосальщиков паразитируют на человеке? Опишите их жизненные циклы.
6. Из каких частей состоит тело ленточных червей?
7. Чем отличается строение сколекса разных цестод?
8. Какие стадии развития проходят членики стробилы?
9. Какие приспособления имеются у сосальщиков и ленточных червей к паразитическому образу жизни?
10. Какие виды ленточных червей паразитируют на человеке? Как происходит их развитие?

ТИП КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ (NEMATHELMINTHES)

Круглые черви являются многоклеточными трехслойными животными с билатеральной симметрией тела. Тело имеет цилиндрическую форму с круглым сечением на поперечном разрезе (отсюда и название типа). Сегментация тела отсутствует, но в большей степени, нежели у плоских червей, выражена цефализация (*греч.* kephale – голова) – сосредоточение на переднем конце тела жизненно важных органов. У круглых червей впервые появляется **полость тела**, т.е. обособленное пространство между стенкой тела (кожно-мускульный мешок) и внутренними органами (напомним, что у плоских червей это пространство заполнено рыхлой клетчаткой – паренхимой). Полость тела у них является *первичной* (*псевдоцель*), поскольку эмбрионально происходит непосредственно из бластоцеля и представляет собой пространство между эктодермой (покровов тела) и энтодермой кишки. Появление полости чрезвычайно выгодно для животного. Во-первых, она заполнена жидкостью, по которой значительно более эффективно осуществляется диффузия веществ – питательных веществ от кишечника к тканям, продуктов распада от тканей к органам выделительной системы, кислорода от покровов тела к тканям, углекислого газа от тканей к поверхности тела и т.д. Во-вторых, будучи практически несжимаемой, заполняющая полость тела жидкость давит изнутри на его стенку, обеспечивая внутреннюю опору, т.е. действует как внутренний гидроскелет. Это обеспечивает сохранение постоянной формы тела червя.

Как и у плоских, у круглых червей отсутствует дыхательная и кровеносная системы, поэтому газообмен идет через покровы тела, а транспорт веществ между тканями осуществляется посредством обычной диффузии через полостную жидкость. Однако имеются пищеварительная, выделительная (у некоторых

представителей может отсутствовать), нервная и половая системы.

В *пищеварительной системе* у круглых червей появляется *задняя кишка* и *анальное отверстие*, которые отсутствовали у плоских червей. Как и передняя кишка, задняя имеет эктодермальное происхождение (напомним, что средняя кишка происходит из энтодермы). Благодаря этому пищеварительная система круглых червей значительно более совершенная и эффективная, чем у описанных ранее типов. Прежде всего *сквозная пищеварительная* трубка дает возможность пищевым массам проходить по ней *в одностороннем направлении*, а не в двустороннем, как это происходит у плоских червей (напомним, что у них фекалии выводятся наружу через те же органы – переднюю и среднюю кишку, что и поступают пищевые частицы). Одностороннее передвижение веществ дает возможность различным отделам пищеварительной системы специализироваться.

Выделительная система развита относительно слабо. У разных представителей этого типа она представлена протонефридиями или видоизмененными кожными железами. У некоторых форм органы выделения отсутствуют.

Нервная система ортогонального типа, состоит из окологлоточного нервного кольца и отходящих от него нервных стволов, которые связаны между собой многочисленными комиссурами. Отростки нервных клеток образуют эпителиальное сплетение. Органы чувств развиты слабо.

Половая система организована более просто, чем у плоских червей. Большинство круглых червей раздельнополые, причем обычно имеет место половой диморфизм.

Тип включает в себя классы: собственно круглые черви, брюхоресничные, киноринхи, волосатики и коловратки. Ниже мы подробно рассмотрим организацию класса собственно круглые черви.

Класс Собственно круглые черви (Nematoda)

Нематоды (*греч.* nema, nematos – нить) составляют основной класс, в который входят большинство видов (несколько десятков тысяч и каждый год открываются новые) типа круглые черви. Эти организмы заселили практически все экологические ниши: они обитают в любых водоемах, в почве, значительное количество видов являются паразитами растений, животных и человека.

Внешнее строение. Тело нематод имеет веретенообразную форму, сужающуюся к обоим концам. На переднем конце располагается ротовое отверстие, анальное отверстие открывается не на заднем конце тела, а более или менее вблизи него на брюшной поверхности. Позади рта также на брюшной поверхности имеется выделительное отверстие. У самок, кроме того, имеется еще одно отверстие – половое, оно расположено на брюшной поверхности примерно в средней части тела.

Анатомия. Стенку тела образует *кожно-мускульный мешок*, строение которого отличается от такового у плоских червей. Снаружи он покрыт сложно устроенной многослойной (у человеческой аскариды 10 слоев) кутикулой, которая имеется не только у паразитических видов, но и у свободноживущих. Кутикула выполняет защитную роль, и, кроме того, она создает опору для лежащей под ней мускулатуры кожно-мускульного мешка, т.е. выполняет функцию наружного скелета (экзоскелета).

Под кутикулой располагается *гиподерма* (*греч.* hypo – внизу, снизу, под, derma – кожа) – эпителий кожно-мускульного мешка, который у разных нематод может иметь клеточное строение или сливаться в единую цитоплазматическую массу – *синцитий* (рис. 129). Обычно клеточное строение имеет эпителий на личиночной стадии развития, со временем он превращается в синцитий. Именно гиподерма выделяет на поверхность вещества, образующие кутикулу. Вдоль тела гиподерма формирует четыре продольных валика: два по бокам тела и два по средней линии спинной и брюшной сторон.

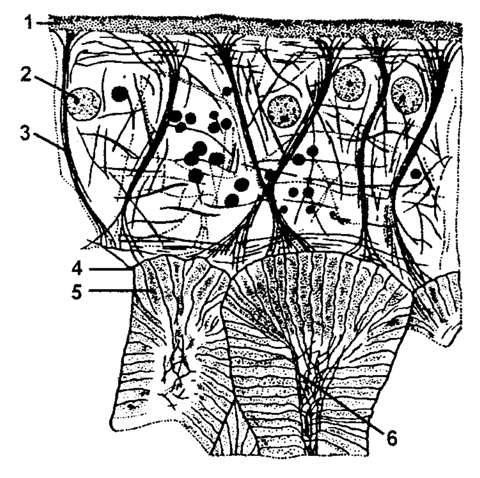


Рис. 129. *Лошадиная аскарида (Parascaris equorum). Гиподерма на поперечном срезе (×1000):*
1 – кутикула; 2 – ядро гиподермального синцития; 3 – фибриллы гиподермы; 4 – оболочка мышечного волокна; 5 – сократимые ленты мышечного волокна; 6 – поддерживающие фибриллы мышечного волокна (из Дейнеки)

Мышечная часть кожно-мускульного мешка устроена своеобразно. В отличие от многослойных образований плоских червей, у нематод мышечные волокна располагаются только продольно, причем этот мышечный массив разделяется валиками гиподермы на четыре продольные ленты (рис. 130, 131, 132). Отсутствие кольцевой мускулатуры существенно ограничивает подвижность червя – он способен лишь изгибаться и медленно перемещаться на боку, поочередно сокращая спинные и брюшные мышечные ленты.

Строение мышечной клетки имеет свои особенности (рис. 133, 134). Оно состоит из длинного (до 0,5 см)

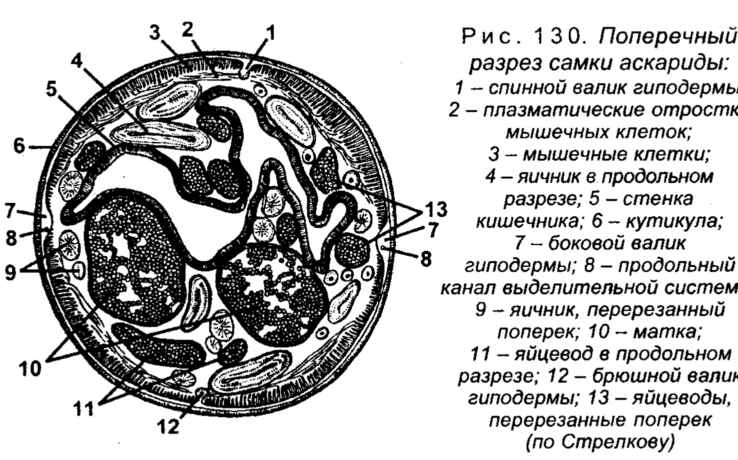


Рис. 130. *Поперечный разрез самки аскариды:*
1 – спинной валик гиподермы; 2 – плазматические отростки мышечных клеток; 3 – мышечные клетки; 4 – яичник в продольном разрезе; 5 – стенка кишечника; 6 – кутикула; 7 – боковой валик гиподермы; 8 – продольный канал выделительной системы; 9 – яичник, перерезанный поперек; 10 – матка; 11 – яйцевод в продольном разрезе; 12 – брюшной валик гиподермы; 13 – яйцеводы, перерезанные поперек (по Стрелкову)

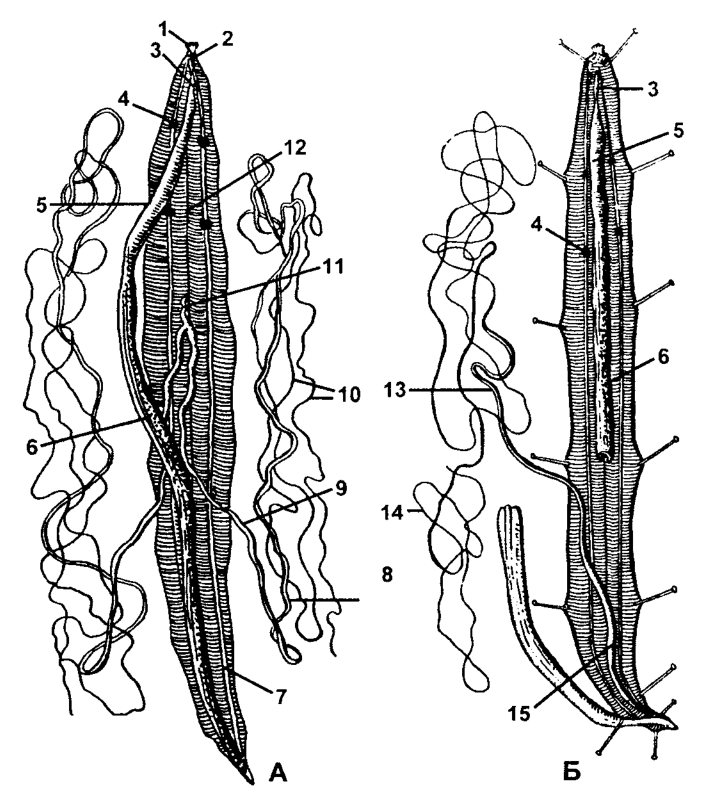


Рис. 131. *Вскрытая аскарида:*
А – самка; Б – самец; 1 – губы; 2 – нервное кольцо; 3 – глотка; 4 – фагоцитарные клетки; 5 – «пищевод» (передний отдел средней кишки); 6 – средняя кишка; 7 – боковая линия; 8 – яйцевод; 9 – матка; 10 – яичник; 11 – влагалище; 12 – брюшной валик гиподермы; 13 – семяпровод; 14 – семенник; 15 – семяизвергательный канал (по Стрелкову)

веретенообразного волокна, способного сокращаться, саркоплазматического мешка и отходящих от него длинных отростков, которые часто ветвятся на концах. Посредством этих отростков мышечные клетки соединяются со серединными (медианными) валиками гиподермы или соприкасаются между собой.

Как мы уже говорили, пространство между стенкой тела и внутренними органами заполнено жидкостью, через которую осуществляется диффузный транспорт веществ между тканями. У многих паразитических

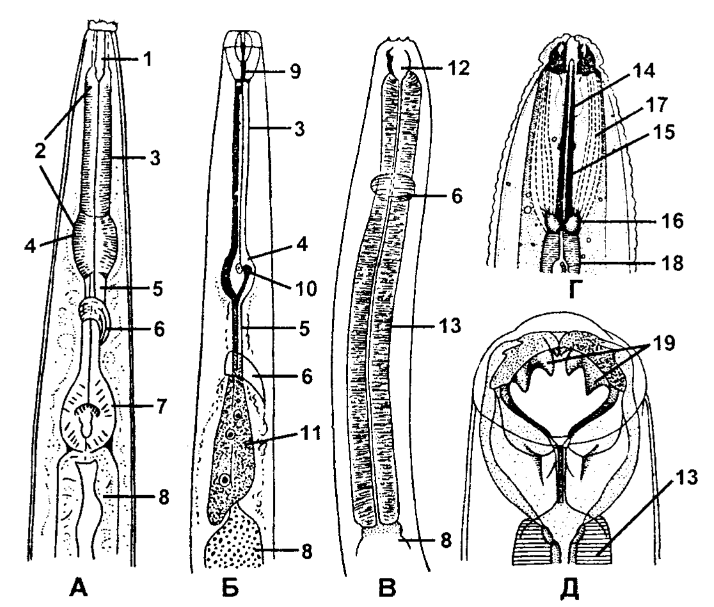


Рис. 132. *Строение пищевода и ротовой полости нематод:*
А – мезорабдитис (Mesorhabditis spiculigera); Б – дитиленхус (Ditylenchus sp.); В – мононхус (Mononchus sp.); Г – строение стилета (Hoplolaimus tyienchiforum); Д – ротовая полость (Ancylostoma caninum); 1 – ротовая полость; 2 – корпус пищевода; 3 – прокорпус; 4 – средний (метакорпальный) бульбус; 5 – перешеек (истмус); 6 – нервное кольцо; 7 – задний (кардиальный) бульбус с дробильным аппаратом; 8 – средняя кишка; 9 – стилет; 10 – протоки пищеводных желез; 11 – пищеводные железы; 12 – ротовая полость с зубом; 13 – пищевод; 14 – острие стилета; 15 – корпус стилета; 16 – головки стилета; 17 – протракторы стилета; 18 – начало пищевода; 19 – зубы (А – Г по Парамонову, Д – по Борхерту)

нематод (например, у аскариды) в жидкости содержатся продукты неполного распада пищи, в частности валериановая кислота, из-за чего полостная жидкость становится едкой и при попадании (например, в случае неаккуратного вскрытия червя) на слизистые оболочки человека вызывает сильные раздражения.

Пищеварительная система, как и у всех других круглых червей, состоит из передней, средней и задней кишки. Пищеварительная трубка относительно короткая и не превышает длины тела (см. рис. 131), в то время как у более высокоорганизованных животных пищеварительный тракт имеет значительно бо́льшую относительную протяженность. У паразитических нематод это

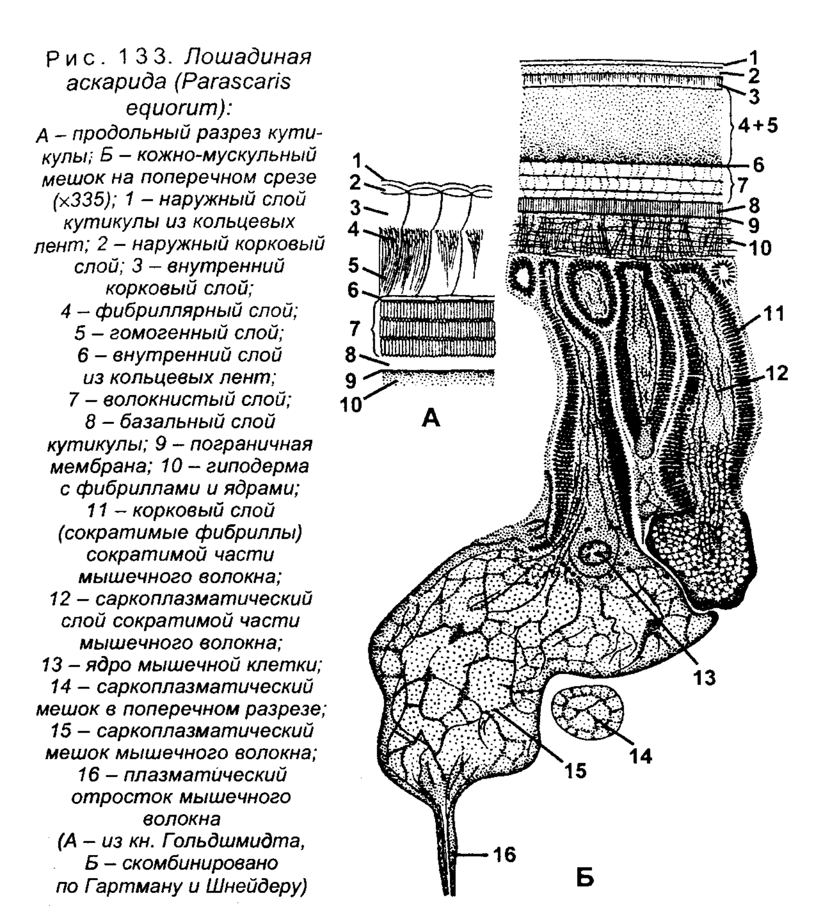


Рис. 133. *Лошадиная аскарида (Parascaris equorum):*
А – продольный разрез кутикулы; Б – кожно-мускульный мешок на поперечном срезе (×335); 1 – наружный слой кутикулы из кольцевых лент; 2 – наружный корковый слой; 3 – внутренний корковый слой; 4 – фибриллярный слой; 5 – гомогенный слой; 6 – внутренний слой из кольцевых лент; 7 – волокнистый слой; 8 – базальный слой кутикулы; 9 – пограничная мембрана; 10 – гиподерма с фибриллами и ядрами; 11 – корковый слой (сократимые фибриллы) сократимой части мышечного волокна; 12 – саркоплазматический слой сократимой части мышечного волокна; 13 – ядро мышечной клетки; 14 – саркоплазматический мешок в поперечном разрезе; 15 – саркоплазматический мешок мышечного волокна; 16 – плазматический отросток мышечного волокна (А – из кн. Гольдшмидта, Б – скомбинировано по Гартману и Шнейдеру)

во многом объясняется тем, что они питаются уже частично расщепленными продуктами, а в кишечнике червя происходит, главным образом, их усвоение.

На протяжении пищеварительной трубки имеет место четкая функциональная специализация органов. Расположенное на переднем конце тела ротовое отверстие обычно окружено выростами – губами (у аскариды их три – спинная и две брюшных). Отверстие ведет в ротовую полость (стому), которая затем продолжается в глотку (называемую также пищеводом). Все эти органы (ротовая полость и собственно глотка) составляют переднюю кишку. Она выстлана эпидермисом,

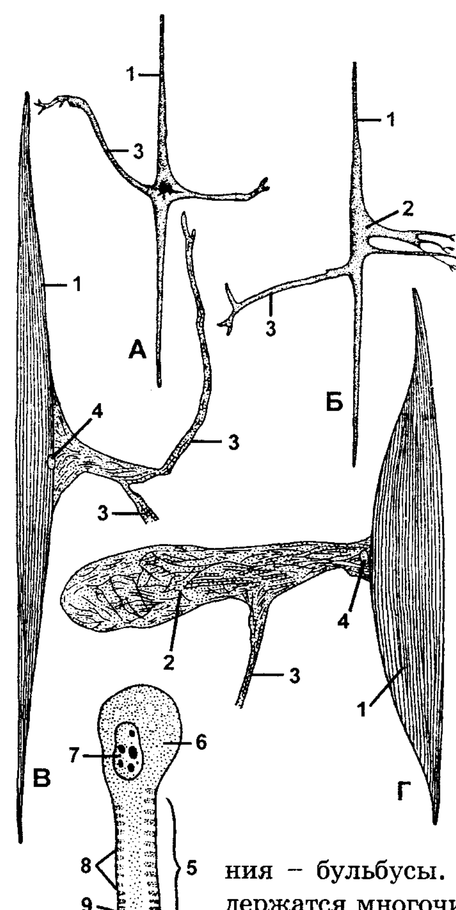


Рис. 134. *Лошадиная аскарида (Parascaris equorum):*
А, Б – вид мышечных волокон на тотальном препарате, окрашенном метиленовой синькой (×30); В, Г – изолированные мацерацией мышечные волокна (×50); Д – поперечный разрез через волокно; 1 – сократимая часть мышечной клетки; 2 – саркоплазматический мешок мышечного волокна; 3 – плазматические отростки мышечных волокон; 4 – ядро мышечной клетки; 5 – сократимая часть мышечной клетки; 6 – саркоплазматический мешок мышечного волокна; 7 – ядро мышечной клетки; 8 – мышечные фибриллы; 9 – саркоплазма (А, Б – из кн. Дейнеки; В, Г – из кн. Гартманна; Д – по Читвуду)

по строению сходным с покровным, имеет мощную мускулатуру и образует на своем протяжении расширения – бульбусы. В стенке пищевода содержатся многочисленные железы, которые оказывают первоначальное воздействие на пищевой субстрат. Просвет пищевода представляет собой трехгранную щель. В процессе индивидуального развития передняя кишка, так же как и задняя, образуется в результате впячивания эктодермы эмбриона.

Начальный отдел пищеварительной трубки у разных нематод может иметь неодинаковое строение, что определяется различиями в характере потребляемой пищи. У нематод, паразитирующих у животных, в глотке могут находиться кутикулярные зубы, а у паразитов растений – колющий стилет, которым паразит

Рис. 135. *Органы выделения нематод:*
А, Б – типы разветвленной шейной железы нематод подкласса Secernentea; В – массивная шейная железа нематод подкласса Adenophoria (из Кирьяновой)

протыкает растительные ткани. Он выдвигается посредством специальных мышц глотки (протракторов). У некоторых мелких нематод (например, трихинелл) глотка представлена расположенными друг за другом крупными клетками, пронизанными общим внутриклеточным каналом, по которому проходит пища.

Пищевод продолжается в среднюю кишку, на которую приходится большая часть пищеварительного тракта нематод. Ее стенка образована лишь одним слоем высоких эпителиальных клеток, лежащих на тонкой базальной мембране. Апикальный полюс эпителиальных клеток, обращенный в просвет органа, покрыт микроворсинками. Именно в этом отделе происходит окончательное расщепление пищи и всасывание необходимых веществ, которые затем диффундируют

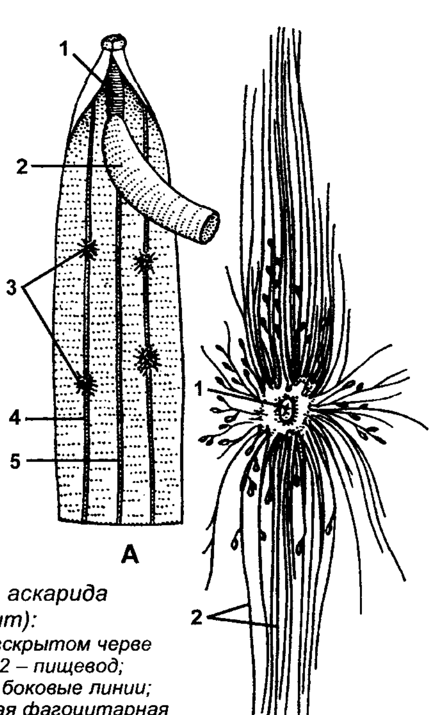


Рис. 136. *Лошадиная аскарида (Parascaris equorum):*
А – фагоцитарные клетки на вскрытом черве (натур. велич.): 1 – глотка; 2 – пищевод; 3 – фагоцитарные клетки; 4 – боковые линии; 5 – нервный ствол; Б – отдельная фагоцитарная клетка (×20): 1 – ядро; 2 – отростки (из кн. Насонова)

в полостную жидкость и распространяются в ткани. В качестве запасных веществ, как правило, используется гликоген, который откладывается в валиках гиподермы. Паразитические нематоды, обитающие в бескислородной среде в полости кишечника, получают необходимое количество АТР в результате гликолиза, для чего гликоген быстро гидролизируется. Как мы уже говорили, образовавшиеся в результате неполного расщепления органические кислоты накапливаются в полостной жидкости, из-за чего она становится едкой.

За средней кишкой следует короткая задняя, заканчивающаяся анальным отверстием на брюшной стороне задней части тела. У самцов в нее впадает семяпровод, поэтому через анус у них выделяются не только экскременты, но и половые продукты. У некоторых нематод (например, у нитчаток) анальное отверстие отсутствует, поскольку задняя кишка заканчивается слепо.

Выделительная система нематод представлена одно-двухклеточными железами, от которых отходят боковые каналы, расположенные в боковых валиках гиподермы. Эти каналы сзади заканчиваются слепо, а спереди объединяются в один канал, который открывается выводным отверстием на брюшной стороне в передней части тела немного позади губ. У значительной части нематод имеется только одна более или менее массивная шейная железа, наряду с более мелкими боковыми железами (рис. 135). У лошадиной аскариды вся выделительная система образована одной гигантской клеткой. Отсутствие протонефридиев у нематод, возможно, связано с отсутствием у них вообще клеток, снабженных ресничками или жгутиками (напомним, что у протонефридиев такие клетки – пламенные – обязательно имеются). Кроме того, очищение организма червя от твердых продуктов распада и посторонних частиц осуществляют *фагоцитарные клетки*, которые также располагаются вдоль боковых валиков гиподермы (рис. 136).

Нервная система состоит из центрального и периферического отделов. К центральному относится

нервное кольцо, окружающее глотку, и отходящие от него нервные стволы. Периферический отдел представляет собой отходящие от центров нервные ветви и сплетения отростков нервных клеток. От окологлоточного кольца вперед отходят шесть коротких веточек, а назад шесть длинных, которые связаны между собой кольцевыми нервами (рис. 137). Наиболее хорошо развиты два ствола, проходящие в спинном и брюшном валиках гиподермы, первый иннервирует обе спинные мышечные ленты, а второй – обе брюшные. Интересно, что для нематод характерно постоянное количество клеток в нервной системе, например, у аскариды нервная система состоит из 162 клеток.

Органы чувств у нематод выражены слабо, поскольку они, как правило, ведут либо паразитический, либо малоподвижный образ жизни. Обычно имеются чувствительные осязательные бугорки или щетинки, расположенные на переднем конце тела вокруг рта (рис. 138), а у самцов еще и на заднем конце тела (рис. 139). Кроме того, на переднем конце по бокам располагаются органы химического чувства – *амфиды*, представляющие собой различные впячивания (см. рис. 138), они лучше развиты у самцов. У некоторых свободноживущих морских нематод имеются примитивные глазные пятна.

Половая система. Все нематоды размножаются только половым путем. Обычно они раздельнополые с выраженным половым диморфизмом. У самца закладываются парные половые органы, однако в процессе онтогенеза чаще всего они становятся непарными. У самок сохраняются парные половые органы.

Разберем половую систему на примере аскариды. Мужская половая система состоит из длинного, очень тонкого нитевидного семенника (см. рис. 131), в котором образуются лишенные жгутиков сперматозоиды (напоминаем, что у нематод отсутствуют клетки, снабженные жгутиками или ресничками), способные, однако, образовывать псевдоподии. Без видимых границ семенник переходит в имеющий больший диаметр семяпровод,

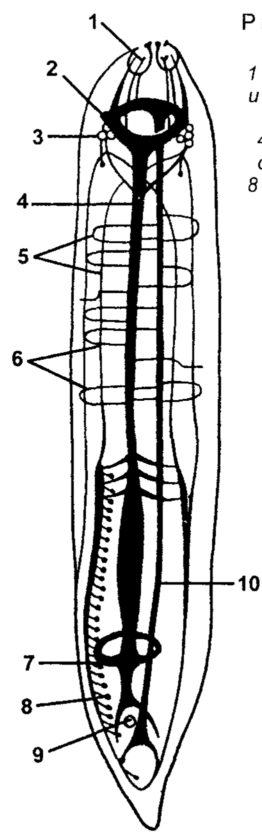


Рис. 137. *Схема нервной системы аскариды с брюшной стороны:*
1 – ротовые сосочки с осязательными окончаниями и иннервирующими их нервами; 2 – окологлоточное нервное кольцо; 3 – боковые головные ганглии; 4 – брюшной нервный ствол; 5 – боковые нервные стволы; 6 – кольцевые нервы; 7 – задний ганглий; 8 – чувствительные сосочки с соответствующими нервами; 9 – анальное отверстие; 10 – спинной нервный ствол (по Брауну)

который переходит в короткий семенной пузырь, где скапливаются сперматозоиды. В дальнейшем семенной пузырь переходит в семяизвергательный канал, стенка которого имеет развитую мускулатуру, а тот, в свою очередь, впадает в заднюю кишку неподалеку от анального отверстия (см. далее рис. 140).

Оплодотворение у нематод внутреннее, для облегчения введения сперматозоидов в половые пути самки у самца имеются кутикулярные спикулы (иглы), которые располагаются в совокупительных сумках вблизи ануса. Обычно имеются две спикулы (рис. 139, 140-Б), но у некоторых видов может быть только одна. При совокуплении спикулы высовываются через анус наружу и способствуют половому акту (рис. 141).

Женская половая система аскариды начинается двумя слепозамкнутыми нитевидными яичниками (см. рис. 131-А), стенка которых образована одним слоем клеток. Они не имеют просвета и служат для образования и роста ооцитов. Увеличившиеся ооциты становятся пирамидальными и вершинами упираются в проходящий через центральную часть яичника студенистый центральный стержень, который, по мнению ученых, обеспечивает питание ооцитов. Утолщаясь, яичники переходят в яйцеводы (у них центральный стержень отсутствует), по которым ооциты транспортируются в еще более широкие трубочки –

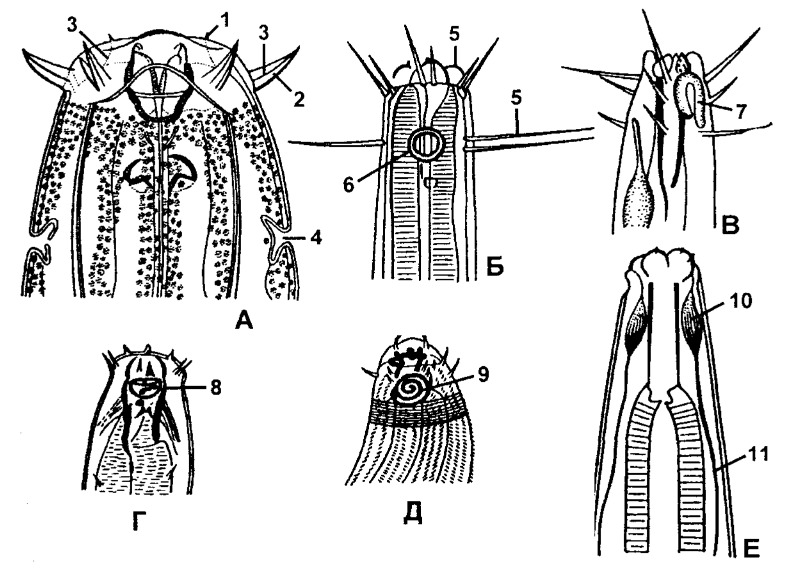


Рис. 138. *Органы осязания и химического чувства головного конца нематод:*
А – Трипилоидес (Tripiloides vulgaris); Б, В, Г, Д – головные концы морских нематод с различными типами амфид; Е – поровидные амфиды Pelodera teres; 1 – губные папиллы; 2 – головные щетинки; 3 – нервы органов осязания; 4 – амфиды; 5 – органы осязания (папиллы и щетинки); 6 – круглые амфиды; 7 – петлеобразные амфиды; 8 – карманообразные амфиды; 9 – спиральные амфиды; 10 – поровидные амфиды; 11 – амфидальные нервы (по Парамонову)

матки. Там ооциты вступают в мейоз и образуются яйцеклетки, которые окружаются толстой оболочкой. В матке происходит и оплодотворение яиц, причем одновременно можно обнаружить ооциты и яйца на различных стадиях развития. Обе матки объединяются в короткий непарный канал – влагалище, который открывается половым отверстием на брюшной стороне тела.

Развитие. Как мы уже говорили, у нематод внутреннее оплодотворение. Начальные этапы развития происходят еще в матке, причем у некоторых нематод это развитие идет настолько далеко, что имеет место живорождение. Однако большинство видов откладывают яйца и дальнейшее развитие происходит в окружающей среде. У довольно большого количества паразитических видов нематод личиночное развитие происходит

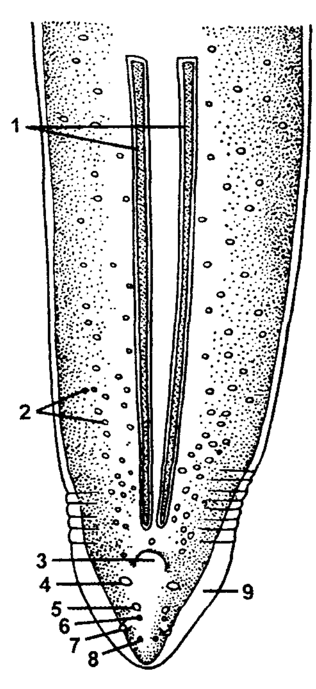


Рис. 139. *Лошадиная аскарида (Parascaris equorum). Морфология заднего конца у самца, вид с брюшной стороны (×100):*
1 – спикулы; 2 – преанальные чувствительные сосочки; 3 – анальное отверстие; 4 – постанальные шестая и седьмая пары сдвоенных сосочков; 5 – четвертая и пятая пары сдвоенных сосочков; 6 – третья пара простых сосочков; 7 – вторая пара конических сосочков; 8 – первая пара простых сосочков; 9 – боковые крылья (из кн. Скрябина и Ершова)

в организме промежуточного хозяина (т.е. они, как и паразитические плоские черви, являются биогельминтами). Однако у большинства представителей класса характерно промежуточное развитие в окружающей среде вне хозяина, после чего они попадают в организм окончательного хозяина и в нем завершают свое развитие, становясь половозрелой особью. Паразитические черви (гельминты), которые не используют для своего личиночного развития промежуточного хозяина, называются *биогельминтами*.

Нематоды являются чрезвычайно распространенными беспозвоночными животными и в настоящее время заселяют самые разнообразные экологические ниши. Среди них есть свободноживущие формы (рис. 142) и большое количество (не менее 3000 видов) паразитов, причем значительное количество видов способно жить в организме человека. Поэтому нематоды имеют большое медицинское значение. Ниже мы рассмотрим жизненные циклы некоторых паразитических представителей этого класса, наиболее важных для человека.

Аскарида человеческая (Ascaris lumbricoides) (рис. 143). Возбудитель заболевания аскаридоза. Половозрелые особи живут в тонкой кишке человека, при этом длина самок достигает 40 см, а самцов – 20 – 25 см

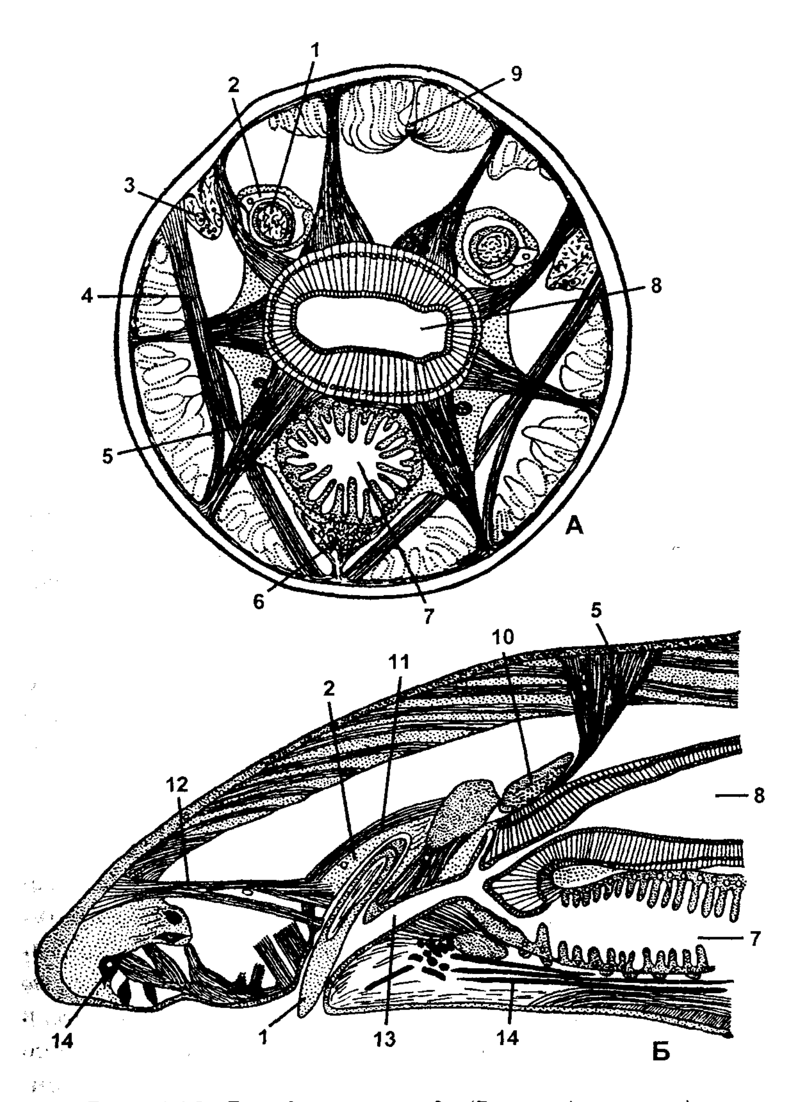


Рис. 140. *Лошадиная аскарида (Parascaris equorum):*
А – поперечный разрез через самца в области спикул влагалища (×20); Б – сагиттальный разрез через задний конец самца (×15); 1 – спикула; 2 – влагалище спикулы; 3 – бурсальный нерв в боковом валике гиподермы; 4 – бурсальная мускулатура; 5 – мышцы дилататоры кишечника; 6 – нервные волокна брюшного нервного ствола; 7 – семяизвергательный канал; 8 – кишечник; 9 – волокна спинного нерва; 10 – сфинктер кишечника; 11 – мускул экстрактор спикулы; 12 – мускул фиксатор влагалища спикулы; 13 – клоака; 14 – нервные элементы (из кн. Вольценлогель)

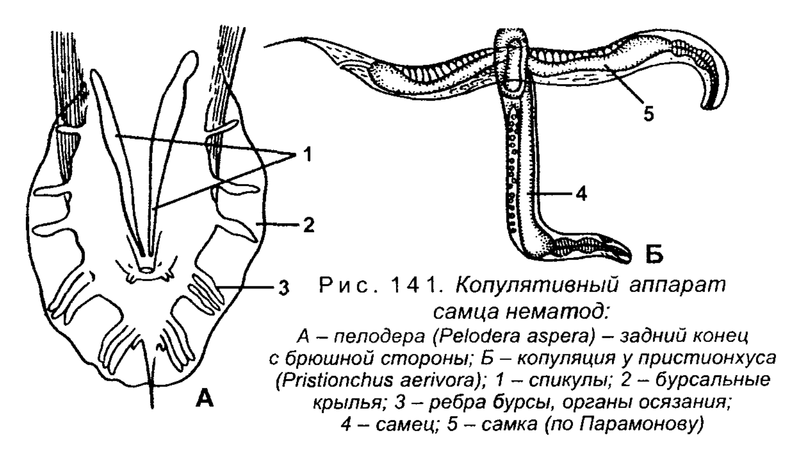


Рис. 141. *Копулятивный аппарат самца нематод:*
А – пелодера (Pelodera aspera) – задний конец с брюшной стороны; Б – копуляция у пристионхуса (Pristionchus aerivora); 1 – спикулы; 2 – бурсальные крылья; 3 – ребра бурсы, органы осязания; 4 – самец; 5 – самка (по Парамонову)

при ширине 3 – 4 мм. У самок задний конец тела прямой, а у самцов загнут на брюшную сторону. Паразит имеет заостренное на концах тело, благодаря которому он, упираясь в стенки кишки, препятствует проходящим массам химуса механически вынести себя.

В течение суток самка аскариды откладывает в просвет кишечника до 240 000 овальных яиц с толстой крупнобугристой оболочкой. Развитие эмбриона начинается еще в половых путях самки, но для дальнейшего формирования личинки необходим кислород. Поэтому с фекалиями яйца выносятся из кишечника хозяина и засоряют окружающую среду (почву, грунтовые воды и т.д.). В присутствии кислорода (первая кислородная стадия развития) и в условиях высокой влажности при температуре 20 – 25°С в яйце через 2 – 4 недели развивается личинка. В процессе развития личинка линяет, однако она не покидает оболочки яйца, пока не будет проглочена хозяином. В таком состоянии яйца способны заражать человека, т.е. они становятся *инвазионными*. Заражение обычно происходит, если человек не соблюдает правила личной гигиены – грязные руки, употребление немытых овощей, ягод, фруктов и сырой воды из открытых источников.

Когда проглоченное яйцо попадает в пищеварительный тракт человека, из яйца выходит личинка. Она прободает стенку кишки, проникает в кровеносный сосуд

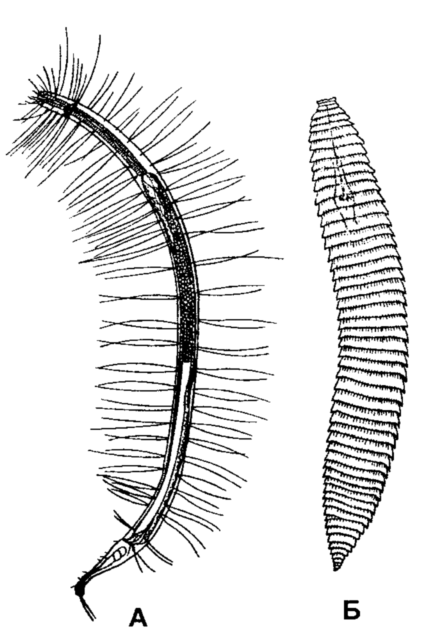


Рис. 142. *Свободноживущие нематоды:*
А – стейнерия (Steineria mirabilis) – морская нематода, на теле видны многочисленные осязательные щетинки (по Парамонову);
Б – криконема (Criconema georgiensis) – обитатель почвы (по Кирьяновой)

и с током венозной крови попадает в правую половину сердца, а оттуда через артерии малого круга – в альвеолы легких, где проходит вторая кислородная стадия развития личинки. Эта стадия сопровождается двумя линьками (на пятый и на десятый дни). По мере развития личинка постепенно мигрирует из альвеол в бронхиолы и более крупные бронхи и далее по направлению гортани. Личинка перемещается за счет движения ресничек эпителия, выстилающего дыхательные пути. Примерно через две недели личинка оказывается в гортани и, раздражая слизистую оболочку, вызывает кашель, в результате чего личинка попадает в ротовую полость и со слюной проглатывается. Так личинка возвращается в тонкую кишку, где она развивается в половозрелую особь. На все развитие аскариды с момента проглатывания яйца до начала выделения взрослой особью яиц в просвет кишки проходит 2,5 – 3 месяца. Продолжительность жизни паразита около года.

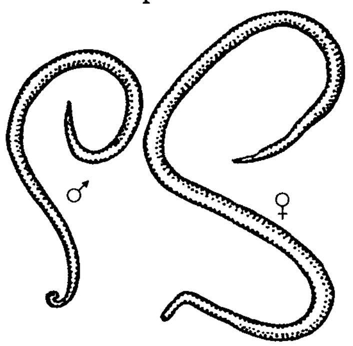


Рис. 143. *Аскарида человеческая (Ascaris lumbricoides)*

Заболевание в первой стадии (личиночное развитие

в легких) обычно проходит бессимптомно (иногда возможны недомогание, кашель, тошнота и различные аллергические реакции), во второй стадии, когда паразит находится в кишке, больные жалуются на недомогание, тошноту, боли в голове и в животе, слюнотечение, снижение аппетита и трудоспособности. Кроме того, большое количество червей, оказавшихся одновременно в кишке (описан случай, когда у одного больного находили до 900 аскарид!), могут вызвать кишечную непроходимость.

Аскариды распространены повсеместно, особенно в тех районах, где экскременты используются в качестве удобрений. Например, в некоторых областях Японии все население заражено этими паразитами. Ситуацию осложняет необыкновенная жизнеспособность яиц аскариды, в частности, во влажном грунте они сохраняются годами, известны даже случаи, когда яйца оставались живыми после нескольких лет нахождения в формалине.

Острица детская (Enterobius vermicularis) (рис. 144) вызывает заболевание *энтеробиоз*, который распространен повсеместно. Взрослые особи живут в дистальном отделе тонкой (подвздошной) кишки только у человека. Самки более крупные (до 12 мм) и прямые, самцы мельче (до 5 мм) и сворачиваются в спираль.

Самка с оплодотворенными яйцами мигрирует через толстую кишку к анальному отверстию, выползает из ануса (чаще всего это происходит ночью, когда сфинктеры расслаблены и вылезти легче) и откладывает на кожу промежности 10 – 15 тысяч яиц. Ползая вокруг ануса,

Рис. 144. *Острица детская (Enterobius vermicularis): А – самцы; Б – самка; В – внутреннее строение самки (сильно увеличенное): 1 – рот; 2 – пищевод; 3 – бульбус пищевода; 4 – средняя кишка; 5 – яичник; 6 – хвост; 7 – анальное отверстие; 8 – матка; 9 – половое отверстие (по Брауну, с изменениями и дополнениями)*

острица вызывает сильный зуд, и зараженный человек (особенно ребенок!), расчесывая кожу, загрязняет руки яйцами (они попадают и под ногти), которые на воздухе становятся инвазионными уже через 4 – 7 часов. Через загрязненные руки яйца попадают в ротовую полость и проглатываются самим больным (аутоинвазия) или распространяются другим людям. Из проглоченных яиц в тонкой кишке выходят личинки, которые быстро развиваются во взрослых червей.

Энтеробиоз приводит к нарушению сна, кроме того, столь мелкие гельминты могут проникать в просвет червеобразного отростка и вызвать его воспаление. Продолжительность жизни острицы примерно один месяц.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какой тип полости тела имеется у круглых червей? Какие функции выполняет полостная жидкость?

2. Каково строение кожно-мускульного мешка круглых червей? Какие движения они способны совершать?

3. Как организована пищеварительная система круглых червей? Какие функции выполняют ее отделы?

4. Какие особенности имеются в строении пищевода и ротовой полости у разных нематод?

5. Как организована нервная система круглых червей?

6. Какие органы чувств имеются у нематод?

7. Каково строение половой системы аскариды?

8. Как происходит развитие аскарид? Почему они являются геогельминтами?

9. Почему развитие аскариды начинается во внешней среде?

10. Как происходит развитие личинки аскариды после заражения человека?

11. Какая нематода вызывает энтеробиоз?

12. Какие экологические формы круглых червей вы знаете?

13. Какое значение в природе имеют круглые черви?

14. Чем вызвано распространение паразитических нематод?

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ (ANNELIDA)

Кольчатые черви являются многоклеточными, трехслойными животными с билатеральной симметрией тела. Организация кольчатых червей стоит на значительно более высоком уровне, нежели все типы, рассмотренные ранее. Поэтому, характеризуя этот тип, мы многое будем упоминать с приставкой «впервые». Прежде всего это первые сегментированные животные – их тело состоит из переднего отдела, который представлен головной лопастью – *простомиумом*; средней части (которая занимает основную часть тела), представленной сегментированным *туловищем*, и задней части – *пигидия*, или *анальной лопасти*. Следует отметить, что сегментация туловища у кольчатых червей носит *гомономный* характер, т.е. все сегменты одинаковы или почти одинаковы, в отличие от *гетерономной* сегментации тела более высокоорганизованных животных, о которых речь пойдет ниже.

У кольчатых червей выражена *цефализация*, т.е. обособление и формирование головного отдела на переднем конце тела путем слияния передних сегментов с одновременным увеличением относительной массы мозгового ганглия.

Кольчатые черви являются первыми животными со вторичной полостью тела (*цело́мом*). Напоминаем, что *первичная полость* тела представляет собой остаток бластоцеля, т.е. пространства, которое возникло в ходе эмбрионального развития между эктодермой и энтодермой кишки. В отличие от нее, *вторичная полость* появляется непосредственно в мезодерме, из которой и образуется большинство тканей и органов, и выстлана специальным однослойным плоским эпителием – *мезотелием*. У плоских червей мезодерма покрывает изнутри стенку тела (мышечная часть кожно-мускульного мешка) и снаружи расположенные в целоме органы пищеварительной системы (все оболочки их стенок, кроме эпителия). Таким образом, цело́м, в отличие от первичной полости тела (псевдоцеля), разделяет не наружный и внутренний

зародышевые листки – эктодерму и энтодерму, а различные структуры среднего зародышевого листка – мезодермы. Следует отметить, что вторичная полость у кольчатых червей не едина, а разделена на множество парных целомических мешков, количество которых соответствует количеству сегментов тела – в каждом сегменте имеется свой целомический мешок. При этом целомические мешки разных сегментов отделены друг от друга тонкими перегородками – септами, а пара мешков в одном сегменте соприкасаются своими стенками над и под кишкой, образуя в этих местах двухслойную перегородку. Эта перегородка не только разделяет целомические мешки, но и поддерживает кишку, охватывая ее со всех сторон, а также подвешивает ее, образуя верхнюю и нижнюю *брыжейки* (*мезентерии* – рис. 145). Между листками брыжеек к кишке подходят кровеносные сосуды и нервы.

Целом заполнен жидкостью, поэтому он создает опору для кожно-мускульного мешка, выполняя функцию гидроскелета. Кроме того, целом осуществляет выделительную функцию, там диффузно транспортируются вещества и созревают гаметы.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. Как и у круглых червей, пищеварительный тракт кольчецов сквозной – он начинается

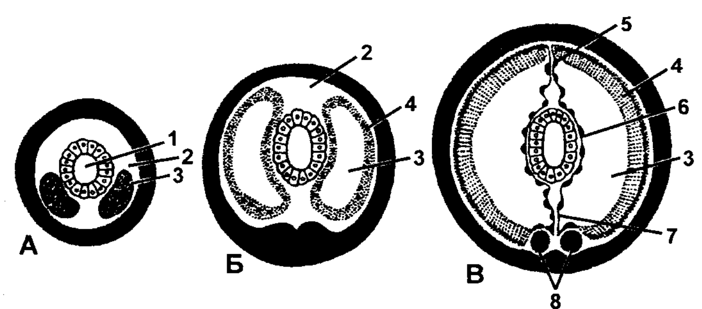


Рис. 145. *Развитие целома у кольчатых червей:*
А – В – поперечные разрезы трех последовательных стадий развития сегмента; 1 – кишка; 2 – первичная полость тела; 3 – цело́м; 4 – наружная стенка целомического мешка; 5 – спинной мезентерий; 6 – внутренняя стенка целомического мешка; 7 – брюшной мезентерий; 8 – брюшные нервные стволы (из Б. С. Матвеева)

ротовым отверстием и заканчивается анальным. Каждому отделу тракта свойственна функциональная специализация. В отличие от круглых червей, стенка кишки у кольчецов образована не одним слоем клеток, а несколькими, причем все слои (за исключением самого внутреннего – эпителия) сформированы из мезодермальных зачатков.

Как и у представителей выше описанных типов, *у кольчатых червей отсутствует дыхательная система*, поэтому газообмен осуществляется через всю поверхность тела. Причем у некоторых кольчецов (многощетинковых) для большей эффективности процесса имеются выросты тела, которые можно расценивать как аналоги примитивных жабр. Однако транспорт веществ между тканями и органами внутри организма у кольчатых червей осуществляется не путем обычной диффузии через тканевую жидкость (как было раньше), а с помощью постоянно циркулирующей жидкости – *крови*. Иными словами, кольчатые черви обладают *кровеносной системой*. Она состоит из полых трубок – сосудов, которые пронизывают все тело животного и образуют сплетения во всех его тканях. Возникновение кровеносных сосудов ученые связывают с появлением вторичной полости тела, при этом остатки первичной полости трансформируются в сосуды. Поскольку обе полости отделены друг от друга, *кровеносная система у кольчатых червей замкнутая*.

Обычно кровеносная система состоит из двух больших сосудов: брюшного и спинного, которые проходят под и над кишкой, соответственно. Оба сосуда сообщаются между собой, прежде всего посредством кольцевых сосудов, которые имеются в каждом сегменте тела (иногда их там может быть по несколько). У кольчатых червей отсутствует сердце, поэтому перемещение крови по сосудам осуществляется за счет периодической пульсации стенок спинного сосуда. При этом кровь по спинному сосуду движется по направлению к переднему концу тела, в брюшном сосуде ток крови имеет

противоположное направление. У некоторых кольчатых червей (малощетинковых), кроме спинного сосуда, также могут сокращаться и некоторые кольцевые сосуды.

У кольчатых червей кровь переносит по организму питательные вещества, которые поступают в нее от органов пищеварения, и кислород, поступивший через покровы тела. При этом следует помнить, что дыхательный пигмент, обратимо связывающий кислород, у них (впрочем, как и у всех беспозвоночных) содержится не в особых специализированных клетках, а попросту растворен в плазме крови. Забегая вперед, укажем, что у позвоночных животных дыхательный пигмент (гемоглобин) находится в эритроцитах крови. У разных кольчецов кислород связывают различные типы пигментов (некоторые из них по строению близки к гемоглобину и имеют красную окраску, у других кровь становится зеленоватой из-за пигмента хлорокруарина и др.).

У небольшого количества видов кольчецов кровеносная система отсутствует, однако у некоторых из них дыхательный пигмент все-таки при этом имеется – он растворен в тканевой жидкости, которая приобретает цвет этого пигмента.

Выделительная система представлена *метанефридиями*, которые попарно располагаются в каждом сегменте тела. В отличие от протонефридиев, которые образуют сеть соединенных между собой трубочек, пронизывающих все тело животного, метанефридии представляют собой короткие, не связанные между собой трубочки. Каждая из таких трубочек начинается во вторичной полости отверстием (часто в виде воронки), а заканчивается отверстием на поверхности тела. Иными словами, метанефридий можно охарактеризовать как канал, соединяющий целом с окружающей средой, поэтому его относят к *целомодуктам*. Продукты распада поступают в целомическую жидкость, заполняющую вторичную полость тела, и постепенно в ней накапливаются. Через метанефридии жидкие продукты обмена

удаляются из тела червя в окружающую среду. Обычно в каждом сегменте располагаются по паре метанефридиев.

Нервная система состоит из пары слившихся узлов, образующих «головной мозг», двух нервных стволов, которые соединяют «головной мозг» с первой парой узлов брюшной нервной цепочки, огибая при этом с двух сторон глотку. Брюшная нервная цепочка образована ганглиями, расположенными попарно в каждом сегменте туловища червя. Оба ганглия связаны между собой и с ганглиями соседних сегментов. Нервные ветви, объединяющие одинаковые ганглии, расположенные в одном сегменте, называются *комиссурами*, а ветви, соединяющие неодинаковые ганглии или ганглии соседних сегментов, называются *коннективами*.

Органы чувств представлены осязательными структурами, глазами (не у всех) и обонятельными ямками.

Среди кольчатых червей имеются как раздельнополые, так и гермафродитные формы, при этом считается, что гермафродитизм возник вторично от раздельнополых предков. У разных представителей этого типа развитие идет прямо (т.е. из яйца выходит вполне оформленный миниатюрный червь) или с метаморфозом, в последнем случае образуется плавающая личинка – *трохофора*, совершенно непохожая на взрослую особь.

В типе кольчатых червей выделяют два подтипа: беспоясковые и поясковые, которые насчитывают в общей сложности около 10 000 видов. Эволюционисты считают, что филогенетически кольчатые черви происходят от низших червей. Исходную группу составляют многощетинковые, от которых в процессе перехода к пресноводному образу жизни произошли малощетинковые, а от них, в свою очередь, произошли пиявки, ведущие паразитический образ жизни. Филогенетическое значение кольчатых червей велико, поскольку, по мнению большинства систематиков, от них произошли два самых многочисленных типа беспозвоночных – членистоногие и моллюски.

Подтип Беспоясковые (Aclitellata)

У представителей этого подтипа хорошо развиты боковые выросты с многочисленными щетинками, все они раздельнополые, причем половые органы развиваются во всех сегментах туловища. Развитие происходит с метаморфозом. В этот подтип входит лишь один класс – многощетинковые, содержащий примерно 5300 видов.

Класс Многощетинковые (Polychaeta)

Большинство многощетинковых обитают в морях. Среди них есть подвижные и сидячие (прикрепленные к донному субстрату) формы (рис. 146). Большинство из них заселяют прибрежную зону, однако полихеты встречаются и на большой глубине (более 1000 м, а отдельные формы – даже на глубине 8000 м). Донные формы чаще всего роют в прибрежном песке длинные норы или ползают по дну. Некоторые сидячие многощетинковые способны жить вблизи действующих подводных вулканов, при этом они выдерживают температуру свыше +80°С. За эту способность их называют помпейскими червями. Лишь небольшое количество видов являются паразитами.

Внешнее строение. Многощетинковые кольчецы имеют вытянутое цилиндрическое (слегка сплющенное) тело, которое состоит из предротовой части – *простомиума*, сегментированного *туловища* и хвостовой лопасти – *пигидия*. Причем простомиум и пигидий к сегментам не относятся, поскольку имеют иное строение. Количество сегментов туловища у разных представителей неодинаково и широко варьирует от пяти (у олигомерных, т.е. малосегментных, первичных кольчецов) до большего количества (до 800) у других полихет. Строение тела удобнее всего рассмотреть на примере морского червя *нереиса* (см. рис. 146-А). Его головной отдел образован собственно головной лопастью (простомиумом) и расположенным сзади более крупным *перистомиумом* (рис. 147). Последний формируется в онтогенезе путем

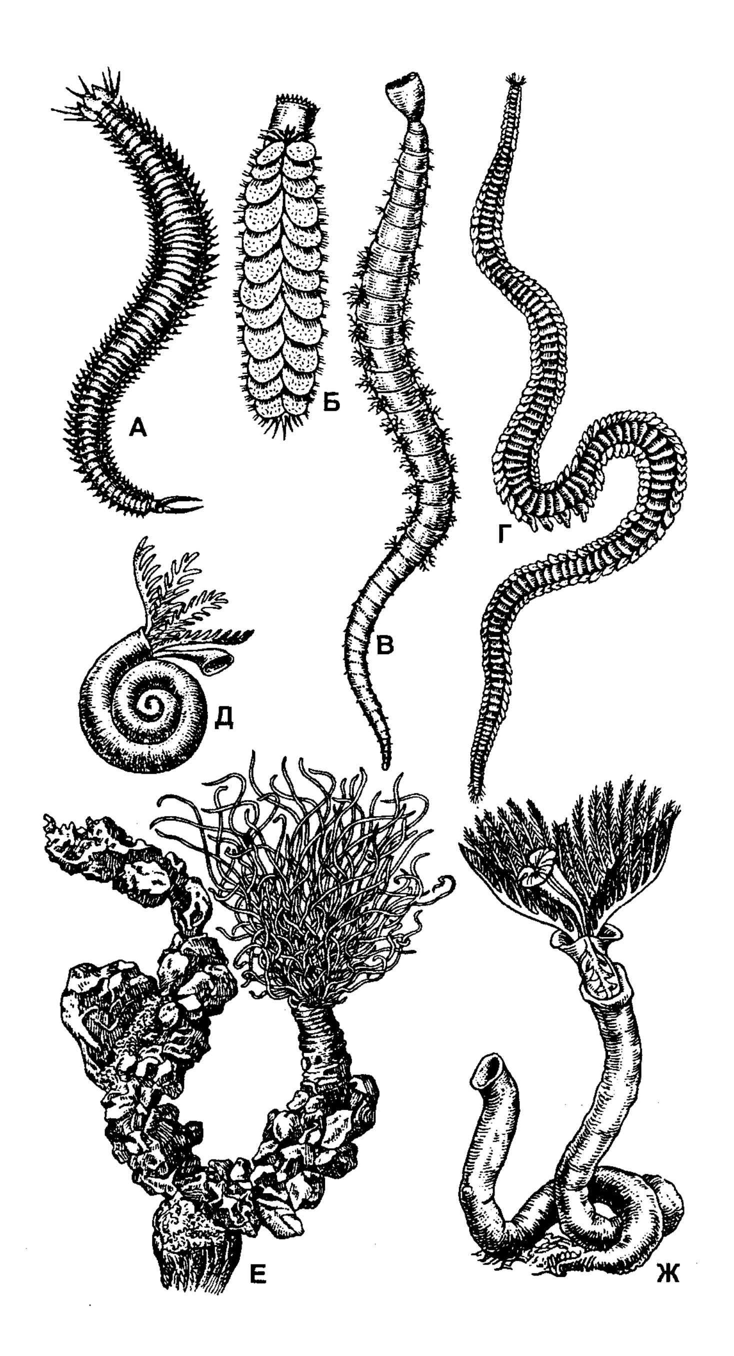
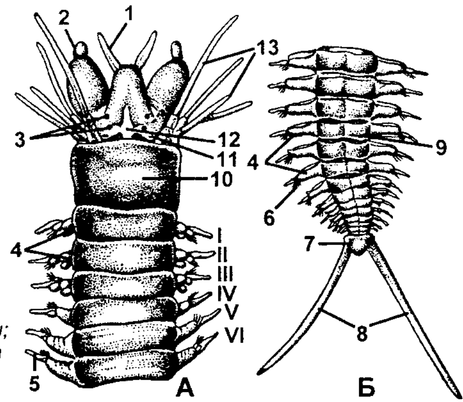

А
Б
В
Г
Д
Е
Ж

Рис. 147. *Нереис (Nereis pelagica): Передний (А) и задний (Б) концы тела: 1 – антенна; 2 – пальп; 3 – глаза; 4 – параподии; 5 – спинной усик; 6 – щетинки; 7 – пигидий; 8 – анальные усики; 9 – просвечивающий спинной сосуд; 10 – перистомиум; 11 – ресничная обонятельная ямка; 12 – простомиум; 13 – перистомиальные усики; I – VI – сегменты туловища (по А. В. Иванову)*



слияния ротового сегмента (*метастомиума*) с двумя следующими за ним сегментами. Напомним, что такой процесс слияния сегментов, при котором обособляется головной отдел, называется цефализацией.

На простомиуме располагаются придатки – *антенны* (*лат.* antenna – рея), или *щупальца* (они выполняют функцию осязания), и более крупные щупики – *пальпы* (они также обеспечивают осязание и, кроме того, участвуют в направлении пищи в ротовое отверстие).

Перистомиум похож на сегменты туловища, однако он более крупный и лишен параподий. Кроме того, на нем имеются усики.

На сегментах туловища по бокам присутствуют кожно-мускульные выросты – *параподии* (*греч.* para – возле, около, podos – конечность). Каждая из них начинается с цельной базальной части, от которой отходят две

Рис. 146. *Различные многощетинковые черви: А – Nereis (ползающая форма); Б – Lepidonotus (ползающая форма), видны чешуевидные элитры – видоизмененные спинные усики параподий и глотка, выдвинутая из ротового отверстия; В – пескожил Arenicola (роющая форма), в средней части тела видны кустистые жабры, на переднем конце выпяченная глотка; Г – Phyllodoce (ползающая форма); Д – Spirorbis (мелкая сидячая форма, обитающая в известковой спиральной трубочке); Е – Telepus (сидячая форма, обитающая в органической трубке, укрепленной мелкими камешками), из трубки высунут передний конец животного, снабженный длинными щупальцами; Ж – Serpula (сидячая форма, живущая в известковой трубке), на переднем конце перистые «жабры» – видоизмененные пальпы и крышечка, замыкающая вход в трубку, когда животное в нее прячется (А – из Ливанова, Б и Е – из Гаевской, Г – из Матвеева, В, Д и Ж – по Заксу)*

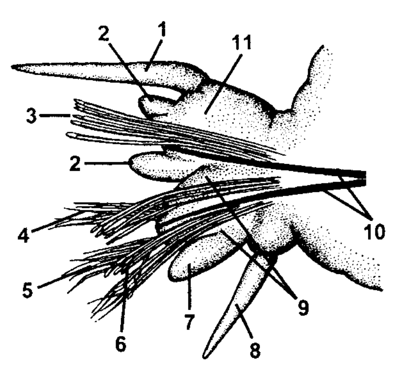


Рис. 148. *Нереис (Nereis pelagica). Параподия атокной формы:*
1 – спинной усик; 2 – лопасти нотоподии; 3 – толстые гомогомфные щетинки; 4 – тонкие гомогомфные щетинки; 5 – тонкие гетерогомфные щетинки; 6 – толстые гетерогомфные щетинки; 7 – лопасть невроподии; 8 – брюшной усик; 9 – невроподия; 10 – опорные щетинки; 11 – нотоподия (по А. В. Иванову)

ветви – спинная (*нотоподия*) и брюшная (*невроподия*) (рис. 148). От каждой из ветвей отходит по тонкому придатку – усику, который выполняет осязательную и обонятельную функции. У многих полихет спинной усик разрастается и выполняет функцию жабры, т.е. обеспечивает газообмен. Кроме того, обе ветви содержат пучки щетинок, среди которых одна – опорная щетинка – может выделяться размерами. Параподии являются органами чувств и обеспечивают движение червя, поэтому они лучше всего развиты у бродячих форм, при этом у разных видов их строение имеет особенности.

У многих полихет встречаются различные отклонения от описанной схемы строения параподий. Как мы уже говорили выше, спинной усик может разрастаться и функционировать в качестве жабры. У сидячих полихет параподии разных сегментов развиты неодинаково – в задней части тела они редуцируются (при этом щетинки торчат прямо из тела), а в передней, напротив, сильно разрастаются и, высовываясь из трубки, энергично двигаются (см. рис. 146-Д, 146-Е, 146-Ж). Наконец у примитивных форм (например, первичных кольчецов) параподии, а также щетинки (не путать щетинки с имеющимися у них ресничками эпителия!) могут вовсе отсутствовать.

Анальная лопасть – пигидий – так же (как и головной отдел) отличается от сегментов туловища (см. рис. 147-Б). Пигидий имеет конусовидную форму, сужающуюся кзади, на нем находится анальное отверстие и два

анальных усика. Перед пигидием находится пролиферативная зона – область, где по мере роста червя образуются новые сегменты туловища.

Анатомия. *Кожно-мускульный мешок* состоит из однослойного эпителия и расположенных под ним двух слоев мышечных волокон. У некоторых полихет (например, у первичных кольчецов) часть покровов образована ресничным эпителием, который формирует ресничные пояски вокруг тела. Снаружи эпителий выделяет тонкий слой кутикулы. В эпителии могут находиться железистые клетки. Особенно много их в покровах сидячих форм, причем выделяемый этими железами секрет затвердевает и образует трубочку вокруг тела, в которой прячется тело червя (см. рис. 146-Д, 146-Е, 146-Ж).

В кожно-мускульном мешке имеется два слоя мышц: наружный кольцевой и внутренний продольный. Изнутри продольный слой выстлан мезотелием (напоминаем, что этот плоский эпителий выстилает вторичную полость тела). Целомические мешки расположены попарно в каждом сегменте туловища, но отсутствуют в простомиуме и пигидие.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки, при этом только средняя кишка имеет энтодермальное происхождение, тогда как все остальные отделы пищеварительной системы происходят из эктодермы. Передняя кишка нереиса включает в себя буккальный отдел, глотку и пищевод. Начинается она ротовым отверстием на перистомиуме, которое ведет в буккальный отдел, мускулистые стенки которого имеют складки. Складки буккального отдела позволяют в спокойном состоянии уменьшать длину органа, но при поглощении пищи этот отдел вместе с глоткой выдается далеко вперед, выдвигая наружу челюсти.

Продолжением буккального отдела является глотка с мощной мускулатурой и узким просветом. На границе между этими органами у некоторых видов располагаются челюсти (рис. 149). Наличие в глотке хитиноидных

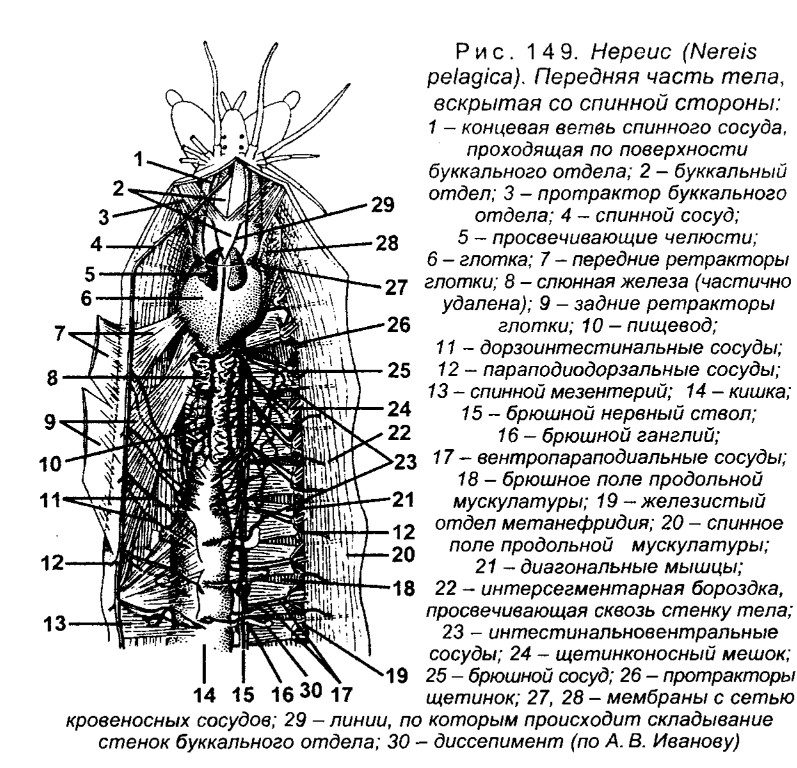


Рис. 149. *Нереис (Nereis pelagica). Передняя часть тела, вскрытая со спинной стороны:* *1 – концевая ветвь спинного сосуда, проходящая по поверхности буккального отдела; 2 – буккальный отдел; 3 – протрактор буккального отдела; 4 – спинной сосуд; 5 – просвечивающие челюсти; 6 – глотка; 7 – передние ретракторы глотки; 8 – слюнная железа (частично удалена); 9 – задние ретракторы глотки; 10 – пищевод; 11 – дорзоинтестинальные сосуды; 12 – параподиодорзальные сосуды; 13 – спинной мезентерий; 14 – кишка; 15 – брюшной нервный ствол; 16 – брюшной ганглий; 17 – вентропараподиальные сосуды; 18 – брюшное поле продольной мускулатуры; 19 – железистый отдел метанефридия; 20 – спинное поле продольной мускулатуры; 21 – диагональные мышцы; 22 – интерсегментарная бороздка, просвечивающая сквозь стенку тела; 23 – интестинальновентральные сосуды; 24 – щетинконосный мешок; 25 – брюшной сосуд; 26 – протракторы щетинок; 27, 28 – мембраны с сетью кровеносных сосудов; 29 – линии, по которым происходит складывание стенок буккального отдела; 30 – диссепимент (по А. В. Иванову)*

челюстей свойственно хищным полихетам, которые ведут бродячий образ жизни и питаются мелкими беспозвоночными. У сидячих форм глотка обычно развита слабо.

После глотки следует узкий трубчатый пищевод, который переходит в среднюю кишку. В передней части пищевода находятся слюнные железы.

Средняя кишка имеет относительно широкий просвет и более тонкие стенки. Именно в ней происходит переваривание пищи и всасывание продуктов переработки в кровь и тканевую жидкость. Этому способствует мощное сосудистое сплетение, расположенное вокруг стенки кишки. В каждом сегменте кишка образует расширение (см. рис. 149), а сзади переходит в короткую заднюю кишку, которая оканчивается анальным отверстием на пигидие.

Дыхательная система у разных полихет организована неодинаково. У нереиса специализированных

Рис. 150. *Схема поперечного разреза нереис через сегмент туловища:*
1 – спинной сосуд; 2 – дорзоинтестинальный сосуд; 3 – параподиодорзальный сосуд; 4 – полость тела; 5 – лопасти параподии; 6 – респираторная сеть кровеносных сосудов; 7 – интестинальновентральный сосуд; 8 – вентропараподиальные сосуды; 9 – брюшное поле продольной мускулатуры; 10 – брюшная нервная цепочка; 11 – брюшной сосуд; 12 – диагональная мышца; 13 – параподиальный нерв; 14 – нефропор; 15 – брюшной усик; 16 – метанефридий; 17 – невроподия; 18 – опорная щетинка; 19 – нотоподия; 20 – протрактор щетинок; 21 – спинной усик; 22 – нерв спинного усика; 23 – цилиарный орган; 24 – кольцевая мускулатура; 25 – спинное поле продольной мускулатуры; 26 – полость кишки. Слева зачернена кровеносная система, справа изображена мускулатура параподии и параподиальный нерв (по Бенхаму)

органов дыхания нет и газообмен осуществляется через всю поверхность тела. Наибольшее количество кислорода поглощается через параподии, которые снабжены особенно густыми сосудистыми сплетениями (рис. 150). У других червей из разросшегося спинного усика параподии образуются жабры различной формы.

Кровеносная система замкнутого типа, т.е. кровь все время течет по сосудам и не изливается в полость тела. Имеются два главных сосуда: спинной, стенки которого сокращаются, из-за чего кровь гонится в переднем направлении, и брюшной, который не сокращается, по нему кровь течет в заднем направлении. Оба сосуда залегают между слоями верхнего и нижнего мезентериев соответственно. Кровеносные сосуды образуют несколько выраженных сплетений, наиболее крупные из них кожное (особенно в параподиях) и вокруг пищеварительной трубки. В каждом сегменте спинной и брюшной сосуды соединяются между собой кольцевыми сосудами небольшого диаметра. Кроме того, у нереиса в каждом сегменте от спинного сосуда отходят парные сосуды к кишке – *дорзоинтестинальные сосуды*, образующие в ее стенке сплетение, о котором мы говорили выше, и подходят от кожи – *параподиодорзальные сосуды* (см. рис. 150), несущие кровь с высоким содержанием кислорода. Брюшной сосуд, напротив,

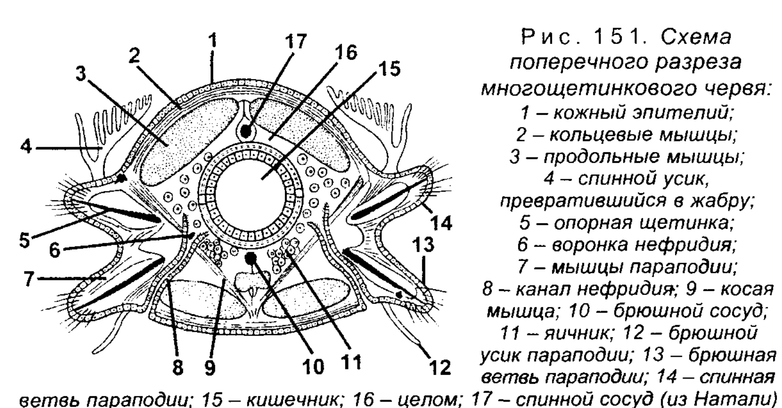


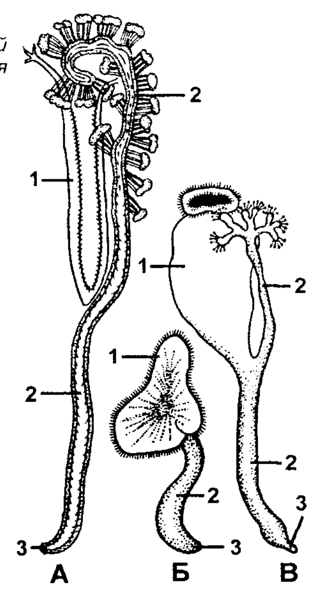
Рис. 151. *Схема поперечного разреза многощетинкового червя: 1 – кожный эпителий; 2 – кольцевые мышцы; 3 – продольные мышцы; 4 – спинной усик, превратившийся в жабру; 5 – опорная щетинка; 6 – воронка нефридия; 7 – мышцы параподии; 8 – канал нефридия; 9 – косая мышца; 10 – брюшной сосуд; 11 – яичник; 12 – брюшной усик параподии; 13 – брюшная ветвь параподии; 14 – спинная ветвь параподии; 15 – кишечник; 16 – целом; 17 – спинной сосуд (из Натали)*

принимает сосуды от кишечного сплетения – *интестиновентральные сосуды*, в которых кровь богата питательными веществами, и отдает *вентро-параподиальные сосуды* к параподиям и брюшной поверхности кожи, где кровь насыщается кислородом. Еще раз напоминаем, что у многощетинковых кольчатых червей кровеносная система замкнутого типа.

Выделительная система образована *нефридиями*. Поскольку эти структуры метамерно располагаются в каждом сегменте туловища (причем попарно), их называют *метанефридиями* (рис. 151). Каждый из них начинается воронкой – *нефростомом* (*греч.* nephros – почка, stoma – рот), обращенной в целомическую полость, воронка продолжается в извитую трубочку, которая открывается на боковой поверхности соседнего сегмента наружным отверстием – *нефридиальной порой*. У просто организованных полихет сохраняются и функционируют примитивные органы выделения – протонефридии, содержащие на внутренних концах клетки со жгутиками – *соленоциты*. Не у всех многощетинковых нефридии имеются в каждом сегменте, часто их количество уменьшается и они располагаются лишь в отдельных сегментах.

Нефридии выводят из организма жидкие продукты жизнедеятельности червя, твердые вещества обычно не выводятся, а фагоцитируются клетками мезотелия и некоторых органов (стенок сосудов и др.).

Рис. 152. *Нефромиксии полихет:*
А – ванадис (Vanadis formosa), протонефридий и лежащая рядом независимая от него половая воронка – целомодукт; Б – подарк (Podarke latifrons) – половая воронка, сросшаяся с каналом метанефридия; В – альциоп (Alciope contrainiu) – протонефридий с приросшей к нему половой воронкой; 1 – половая воронка; 2 – нефридиальный канал; 3 – наружное отверстие (по Гудричу)



У некоторых полихет канальцы нефридия сливаются с половыми протоками, образуя *нефромиксии.* При этом половые протоки могут объединяться как с метанефридиями, так и с протонефридиями (рис. 152, 153).

Нервная система состоит из двух слившихся мозговых (их еще называют церебральными, или надглоточными) ганглиев, охватывающих глотку, окологлоточных коннективов и парной брюшной цепочки, которая состоит из расположенных в брюшной области каждого сегмента пар ганглиев, соединенных между собой комиссурами. У примитивных полихет соседние узлы в одном сегменте расположены относительно далеко друг от друга, а у более высокоорганизованных форм они сближаются или даже сливаются. От нервных ганглиев и стволов отходят многочисленные веточки, которые образуют густую сеть в стенках тела и внутренних органов.

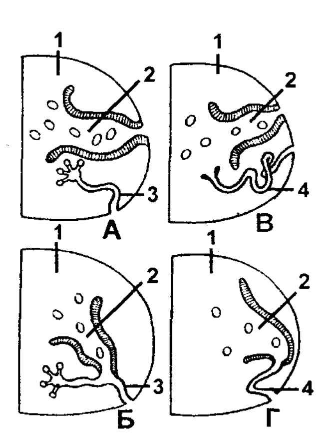


Рис. 153. *Схема взаимоотношений между нефридиями и целомодуктами у полихет:*
А – гипотетическая ступень с самостоятельной половой воронкой и протонефридием; Б – нефромиксий Phyllodocidae; В – Capitellidae, половая воронка и метанефридий; Г – нефромиксии большинства полихет; 1 – целом; 2 – половая воронка; 3 – протонефридий; 4 – метанефридий (по Бриану)

Органы чувств лучше развиты у бродячих полихет, а у сидячих форм они во многом подвергаются редукции. Осязание осуществляют антенны и пальпы, расположенные на простомиуме, а также усики параподий. Химические раздражения воспринимают специальные ямки, также расположенные на простомиуме, кроме того, по всей коже рассеяны многочисленные чувствительные клетки. У некоторых сидячих полихет имеются органы равновесия – статоцисты, у бродячих форм они встречаются редко.

Почти у всех полихет имеются глаза. Более сложно устроенные глаза располагаются на спинной стороне простомиума – *надмозговые глаза* (рис. 154). Таких глаз обычно бывает два или четыре, но, кроме них (или вместо них), различно устроенные органы зрения могут развиваться в других местах – на пальпах, возле анального отверстия и т.д.

Половая система представлена половыми железами, которые у большинства форм развиваются в каждом сегменте, кроме крайних передних и задних. Вначале под мезотелием (напомним, что так называется эпителий, выстилающий вторичную полость) группируются первичные половые клетки. Их масса и образует половую железу. Все многощетинковые являются раздельнополыми животными, причем половой диморфизм (различие во внешней морфологии между самцами и самками) отсутствует. В дальнейшем эпителий гонады лопается и развивающиеся половые

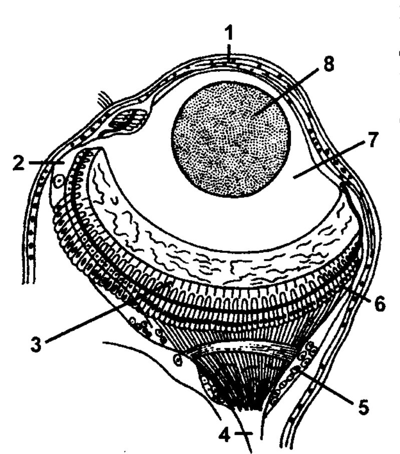


Рис. 154. *Глаз полихеты альциопе (Alciope): 1 – роговица; 2 – клетка, выделяющая стекловидное тело; 3 – светочувствительные палочки; 4 – зрительный нерв; 5 – зрительный ганглий; 6 – сетчатка; 7 – стекловидное тело; 8 – хрусталик (из Ливанова)*

клетки попадают в цело́м, где и заканчивают свое созревание. Выход гамет из тела червя у разных полихет осуществляется по-разному. В наиболее простом случае это происходит через разрыв в стенке тела. У немногих форм для этого имеются специальные половые пути, открывающиеся наружу. Но у большинства многощетинковых половые пути сливаются с выделительными трубочками нефридиев, образуя нефромиксии, о которых мы говорили выше (см. рис. 152, 153). Слияние гамет происходит вне организма в окружающей воде, т.е. оплодотворение у них наружное.

Наряду с половым, у полихет также имеет место бесполое размножение. Оно выражается в отделении от червя его части, после чего недостающие структуры достраиваются. Иногда от исходной особи цепочкой отшнуровываются сразу несколько дочерних.

Развитие полихет непрямое, с образованием плавающей личинки – *трохофоры*, имеющей пищеварительную систему, орган выделения – протонефридий и первичную полость тела (рис. 155). Некоторое время

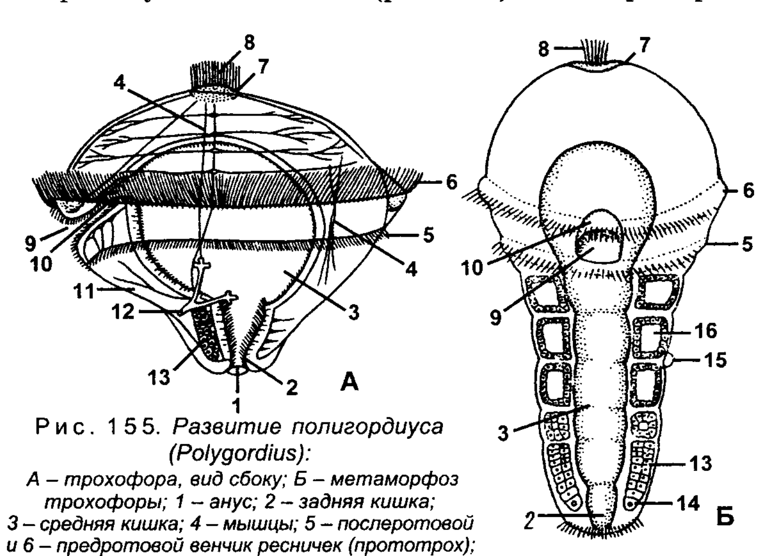


Рис. 155. *Развитие полигордиуса (Polygordius):*
А – трохофора, вид сбоку; Б – метаморфоз трохофоры; 1 – анус; 2 – задняя кишка; 3 – средняя кишка; 4 – мышцы; 5 – послеротовой и 6 – предротовой венчик ресничек (прототрох); 7 – теменная пластинка; 8 – теменной султан; 9 – рот; 10 – передняя кишка; 11 – нижнее полушарие трохофоры; 12 – протонефридий; 13 – мезодермальная полоска; 14 – мезобласт; 15 – диссепимент; 16 – цело́м (А – по Гатчеку, Б – по Вурмбаху)

личинка ведет планктонный образ жизни и плавает с помощью ресничек, после чего претерпевает метаморфоз. В ходе его задняя часть личинки удлиняется и сегментируется, формируются параподии. В результате появляется измененная личинка – *метатрохофора*. После некоторого покоя она начинает быстро расти и формирует сегменты туловища. Это происходит в задней части личинки, где спереди от анальной лопасти имеется пролиферативная зона. Расположенные там клетки постоянно делятся, в результате формируются ткани новых сегментов, которые последовательно отделяются кпереди вплоть до формирования червя обычного для данного вида размера.

Значение многощетинковых в водных биоценозах достаточно велико. Многие из них являются любимой пищей для рыб. Например, нереис составляет основу питания для самого многочисленного в мире стада осетровых рыб – Каспийского. При этом нереис не является аборигеном этого замкнутого водоема и до сороковых годов XX в. там не встречался. По наблюдениям было известно, что осетровые Каспия менее жирные, чем их собратья, живущие в Азовском море, да и растут медленнее. Изучавший этот вопрос выдающийся отечественный гидробиолог **Л. А. Зенкевич** предложил для улучшения кормовой базы переселить в Каспийское море крупного многощетинкового червя нереиса, что и было сделано в 1939 – 1940 гг. Илистое дно мелководий Каспия прекрасно подошло нереисам, и они там быстро размножились. В настоящее время эти черви составляют значительную часть рациона Каспийских осетровых. Это один из немногих примеров, когда переселенный человеком вид не только не ухудшил экологическую обстановку, но и оказался весьма полезным.

Подтип Поясковые (Clitellata)

Этот подтип объединяет два класса: м а л о щ е т и н к о в ы е и п и я в к и. Для их представителей характерна поясковая зона. Кроме того, все они являются гермафродитами и проходят прямое развитие без личинки трохофоры.

Класс Малощетинковые (Oligochaeta)

Этот класс насчитывает около 3400 видов. Живут они не только в водоемах, но и в почве, причем размеры почвенных форм могут быть очень большими (например, австралийский земляной червь достигает трех метров в длину – рис. 156). Самые мелкие виды имеют длину не более 0,5 мм. Наиболее известным видом является широко распространенный дождевой червь. Он имеет красноватую окраску и достигает 20 – 30 см в длину.

Внешнее строение малощетинковых серьезно отличается от строения полихет. Прежде всего у них отсутствуют пальпы и параподии. Щетинки имеются, но их мало, а размеры невелики. Обычно они имеют четыре пучка коротких щетинок – два боковых и два брюшных, причем они выходят наружу прямо из стенки тела. На переднем конце тело червя начинается головной лопастью – простомиумом. За ним следуют сегменты туловища, число которых у разных видов широко варьирует (от нескольких десятков до 600); у дождевого червя их насчитывается 110 – 180. Сегменты передней части тела заметно крупнее задних. Все сегменты, кроме первого, несущего ротовое отверстие, имеют щетинки, которые образуют четыре двойных ряда, тянущихся вдоль тела червя. Щетинки в значительной мере способствуют передвижению червя, усиливая сцепление с субстратом, а также важны для роющих форм, поскольку они цепляются за стенки норки и мешают врагу вытащить оттуда

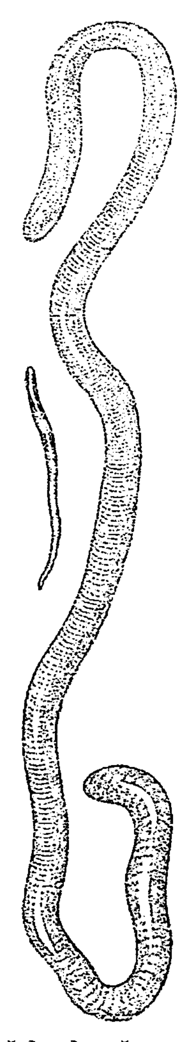


Рис. 156. *Черви: австралийский и обычный дождевой*

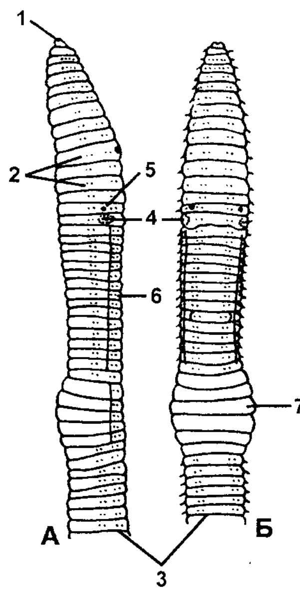


Рис. 157. *Передний конец тела дождевого червя (Lumbricus terrestris): правая (А) и брюшная (Б) стороны тела; 1 – простомиум; 2 – боковые щетинки; 3 – брюшные щетинки; 4 – мужское половое отверстие; 5 – женское половое отверстие; 6 – семяпроводящая бороздка; 7 – поясок (из Б. С. Матвеева)*

червя за заднюю часть тела, тем более что щетинки направлены кзади. Некоторые щетинки крупнее остальных, это *половые щетинки*, они способствуют спариванию червей.

В определенной части тела (у дождевого червя это XXXI – XXXVII сегменты) имеется утолщение – поясок, который лучше виден со спинной стороны (рис. 157). Заканчивается тело анальной лопастью – пигидием. У дождевого червя задняя часть тела уплощена, и когда червь ночью частично выползает из норки в поисках пищи, он держится этой частью за край норки.

Внутреннее строение. Эпителий кожно-мускульного мешка выделяет наружу тонкий слой эластичной и прозрачной кутикулы. В эпителии располагается большое количество слизистых клеток. Выделяемая ими слизь покрывает кожу, увлажняя ее, что необходимо для нормального газообмена. Если покровы тела червя высыхают, животное быстро погибает от удушья.

Расположенные под эпителием мышечные волокна образуют два слоя: наружный – кольцевой и внутренний – продольный, более мощный (рис. 158). Деятельность этих волокон позволяет червю совершать сложные двигательные акты. При этом попеременно и согласованно работает мускулатура не только мышечных слоев в целом, но и отдельных сегментов. В результате определенные участки тела червя то последовательно сужаются (при этом червь вытягивается вперед

и раздвигает комочки почвы), то расширяются (тело укорачивается и утолщается, уплотняя почву вокруг себя). Таким образом, червь проникает в почву наподобие колышка, что и определило название этих животных. *Вторичная полость тела* обширна и на всем протяжении тела червя поделена тонкими поперечными перегородками – диссепиментами, или септами, на камеры. Целомические мешочки соседних сегментов сообщаются между собой через отверстие в нижней части, где проходят брюшной кровеносный сосуд и брюшная нервная цепочка, поэтому целомическая жидкость сегментов перемешивается. В отличие от полихет, у малощетинковых сохраняется лишь брюшной мезентерий (брыжейка кишки), который соединяет кишечник с брюшным кровеносным сосудом и нервной цепочкой, а спинной отсутствует. В целомической жидкости содержатся многочисленные фагоциты, имеющие амебоидную форму, они фагоцитируют чужеродные клетки и твердые частицы.

Пищеварительная система хорошо дифференцирована и состоит из передней, средней и задней кишки. Передняя кишка имеет эктодермальное происхождение, выстлана кутикулярным эпителием. Анатомически и функционально она подразделяется на глотку, пищевод (у некоторых также имеется зоб) и мускульный желудок. Ротовое отверстие продолжается в ротовую полость, которая имеет складки и выстлана кутикулой. Он ведет в объемистую глотку, стенки которой снабжены многочисленными мускулами. Часть из них тянет глотку вперед (протракторы – *лат.* pro – перед, tractor – тянущийся), а другая часть – назад (ретракторы) и при этом расширяет глотку. В полость глотки открываются протоки многочисленных слюнных желез, секрет которых увлажняет пищу и содержит протеолитические ферменты. При заглатывании пищи ротовая полость и передняя часть глотки выворачиваются наружу. Из глотки пища попадает в пищевод, который в местах прикрепления септ (перегородок, которые разделяют соседние сегменты тела) образует перехваты. У дождевых червей

в стенках пищевода имеются железистые выпячивания – известковые, или мореновые, железы, которые удаляют излишки солей кальция из крови, поэтому их стенки густо оплетены сосудами. Из желез соли кальция поступают в полость пищевода и нейтрализуют там гуминовые кислоты, которые в большом количестве содержатся в поедаемых червями гниющих листьях.

Пищевод открывается в расширение передней кишки – зоб, также выстланный изнутри кутикулярным эпителием. Заканчивается передняя кишка широким желудком, в котором пища перетирается благодаря сокращениям мощной мускулатуры его стенок. Перетиранию пищи способствуют песчинки, которые обычно находятся в полости желудка.

Следующий отдел пищеварительного тракта – средняя кишка – имеет энтодермальное происхождение и выстлана высоким цилиндрическим мерцательным эпителием, богатым многочисленными одноклеточными железами. Для увеличения переваривающей и всасывающей поверхности на дорзальной стороне кишки образуется глубокое желобовидное впячивание, ориентированное вдоль органа – тифлозоль (см. рис. 158). Стенка кишки имеет тонкую прослойку мускулатуры, состоящую из наружного продольного и внутреннего кольцевого слоев. Обращаем внимание читателя на то, что ориентация мышечных слоев в стенке кишки противоположна кожно-мускульному мешку. Между базальной мембраной кишечного эпителия и мышечными волокнами имеется густая сеть кровеносных капилляров. Снаружи кишка покрыта слоем очень высоких хлорагогенных клеток, которые представляют собой видоизмененный целомический эпителий – мезотелий. Эти клетки выполняют выделительную функцию и накапливают в себе запасные вещества. В местах прикрепления диссипиментов (перегородок между сегментами) к стенке кишки на ней образуются небольшие перехваты.

В средней кишке происходит расщепление биополимеров пищи и всасывание образовавшихся продуктов. Задняя кишка имеет небольшую длину и заканчивается анальным отверстием.

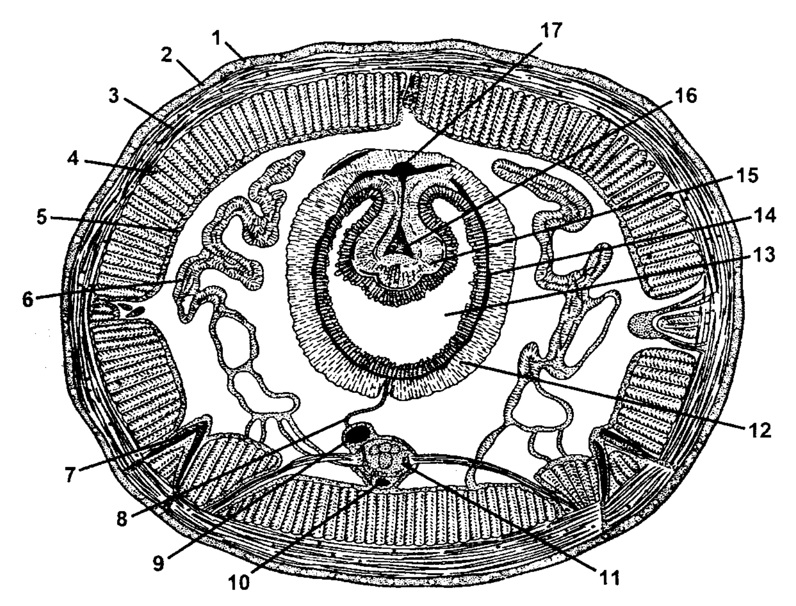


Рис. 158. *Поперечный разрез из средней части тела дождевого червя (Lumbricus terrestris):*
1 – кутикула; 2 – эпидермис; 3 – слой кольцевой мускулатуры; 4 – слой продольной мускулатуры; 5 – целомический эпителий; 6 – метанефридий; 7 – щетинка; 8 – мезентерий; 9 – брюшной сосуд; 10 – субневральный сосуд; 11 – брюшная нервная цепочка; 12 – хлорагогенные клетки; 13 – полость кишки; 14 – сосудистый плексус; 15 – тифлозоль; 16 – сосуд тифлозоля; 17 – спинной сосуд (по Петрушевскому)

Дыхательная система в виде дифференцированных органов или структур у малощетинковых отсутствует, поскольку у них нет параподий, как у полихет. Поэтому газообмен осуществляется путем диффузии через всю поверхность кожи, это происходит благодаря наличию в поверхностных слоях стенки тела густой сети кровеносных сосудов.

Кровеносная система замкнутого типа, общий план ее устройства мало отличается от описанного выше у полихет. Имеется два продольных сосуда: спинной и брюшной, однако, в отличие от многощетинковых, у олигохет кольцевые сосуды соединяют продольные сосуды только в передней части тела. Число их невелико, так, у дождевого червя всего пять пар сосудов, расположенных в VII – XI сегментах.

Движение крови осуществляется за счет сократительной деятельности спинного продольного сосуда, который является самым крупным сосудом. В него поступает венозная кровь из сосудистого сплетения кишечника по дорзоинтестинальным сосудам и тифлозоля (она обогащена питательными веществами, которые всосались через стенку кишки) и артериальная кровь (т.е. насыщенная кислородом) от стенок тела по дорзосубневральным, или дорзопариетальным, сосудам. Такая смешанная кровь течет по пульсирующему спинному сосуду в переднем направлении, чему способствуют клапаны, которые не пропускают кровь обратно. У дождевого червя частота сокращения стенки сосуда составляет 15 – 20 в минуту.

Кроме спинного сосуда, сократительной активностью обладают и кольцевые сосуды, которые из-за этого еще называют боковыми, или кольцевыми, сердцами. Они гонят кровь в более тонкий, чем спинной, брюшной сосуд, стенки которого не сокращаются. Часть крови направляется в головной отдел червя, другая оттекает назад. Из брюшного сосуда кровь поступает в сосудистое сплетение кишечника и в сосудистое сплетение кожи, где происходит газообмен и кровь насыщается кислородом. После этого кровь направляется в спинной сосуд, и цикл повторяется снова.

Выделительная система представлена метанефридиями, которые попарно располагаются в каждом сегменте, кроме передних трех. Каждый нефридий находится в двух сегментах и состоит из двух отделов. Первый – короткий пресептальный отдел, представлен воронкой, или нефростомом и короткой шейкой, он расположен перед септой, разделяющей сегменты. Второй отдел – постсептальный, расположен позади в соседнем сегменте. Он состоит из двух длинных лопастей, которые образуют очень длинный нефридиальный канал, собранный в петли. Снаружи стенки канала окружены выделительными клетками целомического эпителия, там имеется густая сеть кровеносных капилляров. Значительная длина нефридиального канала позволяет

эффективно удалять продукты обмена, главным образом белкового. У дождевого червя такими продуктами являются аммиак, мочевина и креатин.

Кроме метанефридиев, выделительной функцией обладают хлорагогенные клетки, которые происходят из мезотелия и покрывают снаружи поверхность средней кишки и многих сосудов.

Нервная система имеет обычное для кольчатых червей строение и состоит из парного надглоточного ганглия, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки. У самых примитивных олигохет брюшные стволы, образующие нервную цепочку, широко расставлены.

Органы чувств развиты значительно хуже, чем у многощетинковых, и представлены собранными в группы чувствительными клетками – сенсиллами или отдельными чувствительными клетками, которые рассеяны в коже. Хотя глаза обычно отсутствуют, дождевые черви способны реагировать на свет благодаря наличию в коже многочисленных светочувствительных клеток.

Половая система малощетинковых кольчецов гермафродитна, причем половые железы расположены не во всех сегментах, как у полихет, а лишь в некоторых. У разных представителей класса расположение гонад может сильно отличаться, поэтому целесообразно рассмотреть половую систему на примере дождевого червя. В X и XI сегментах тела у него находятся две пары семенников, которые лежат в семенных капсулах, прикрытых семенными мешками. Таких семенных мешков имеется три пары, все они представляют собой выпячивания диссипиментов. В процессе сперматогенеза в семенную капсулу из семенников поступают сперматогонии, а из семенной капсулы в семенной мешок, где они завершают свое развитие. После этого спермии вновь возвращаются в семенную капсулу и выводятся через специальные протоки. В каждой семенной капсуле имеется по две воронки, от каждой из которой кзади отходит выводной канал. Внутренняя поверхность воронки выстлана реснитчатым эпителием, биение ресничек которого увлекает спермии в канал.

Это происходит только при спаривании, до этого мужские гаметы находятся в семенных капсулах. Затем оба канала каждой стороны сливаются, образуя один семяпровод (соответственно, правый или левый), который продольно направляется в XV сегмент, где открывается на брюшной стороне мужским половым отверстием. Половые протоки не связаны с метанефридиями и представляют собой самостоятельные целомодукты.

Женская половая система представлена парой очень мелких грушевидных яичников, локализованных в XIII сегменте, где они прикрепляются к передней септе сегмента по обеим сторонам брюшной нервной цепочки. На заднем диссипименте того же сегмента находятся яйцевые мешки, которые развиваются так же, как и семенные мешки, но имеют меньшие размеры. В этих мешках развиваются ооциты, поступившие из яичников. Под яйцевыми мешками располагаются женские половые воронки, также являющиеся целомодуктами, от них начинаются короткие яйцеводы, каждый из которых открывается женским половым отверстием кнаружи от брюшных щетинок в XIV сегменте.

Несмотря на то что дождевые черви являются гермафродитами, у них перекрестное оплодотворение. В процессе копуляции половые партнеры тесно прикладываются друг к другу своими брюшными частями, при этом головные концы каждого из них обращены в разные стороны (рис. 159), а поясок находится напротив IX – XI сегментов, где находятся отверстия семяприемников. Для более плотного контакта кожные железы в области пояска выделяют клейкий секрет. К тому же каждый половой партнер выделяет слизистый футляр, который сливается с таким же футляром другого червя, образуя общую слизистую муфту, охватывающую их обоих.

Каждый партнер выделяет из своих мужских половых отверстий по капельке семенной жидкости, которая по семенным бороздкам перетекает к отверстиям двух пар семяприемников и засасывается в них. Семяприемники представляют собой простые впячивания кожи,

Рис. 159. *Спаривание олигохет (Enchytraeus albidus) (по Михаэльсену)*

расположенные на брюшной стороне IX и X сегментов, которые не сообщаются с полостью тела. В результате каждый из половых партнеров попеременно выполняет роль и самца и самки, при этом оба они получают сперму другой особи. Поэтому гермафродитизм олигохет не препятствует обмену генетическим материалом.

После копуляции партнеры расходятся и через некоторое время (не сразу) приступают к откладке яиц. Железы пояска выделяют слизистый секрет, образующий слизистую муфту, в которую сначала откладываются одно – три яйца, а затем выдавливается семя, полученное при копуляции от партнера. При этом происходит оплодотворение яиц. Кроме слизи, в кокон выделяется большое количество альбумина, который в дальнейшем потребуется для питания зародышей. После этого муфта сползает через головной конец тела, застывает и превращается в кокон, защищающий яйца. Коконы дождевого червя имеют размеры 6 – 8 мм и обычно находятся в поверхностных слоях почвы.

Развитие олигохет протекает без прохождения стадии личинки трохофоры. У низших представителей класса яйца богаты желтком, а у высших (в том числе и у дождевого червя) – бедны. Из яйца выходит молодой червь, по внешнему строению сходный со взрослой особью, и сразу же начинает самостоятельную жизнь.

Кроме полового размножения, у малощетинковых кольчецов происходит и бесполое размножение путем архитомии. При этом тело червя делится на две части, после чего у каждой из них достраиваются недостающие структуры. Все олигохеты обладают высокой способностью к регенерации, поэтому при механическом разделении особи из разрезанных частей образуются новые черви.

Значение малощетинковых кольчатых червей в природе очень велико. По подсчетам ученых, земляные черви, являющиеся одними из самых многочисленных животных на планете, заселяют почти все географические области. Кроме того, что они являются пищей для многих животных, эти черви значительно увеличивают плодородие почвы, улучшая ее структуру. В частности, черви, обитающие на территории одного гектара, в течение года заглатывают и выносят на поверхность до 30 т переработанной почвы. Пробивая себе дорогу в плотной почве, червь рыхлит ее, а затаскивая в норки опавшие листья – обогащает гумусом.

Первым значение земляных червей в почвообразовании выяснил **Ч. Дарвин.** В своей книге «Образование растительного слоя деятельностью дождевых червей и наблюдения над образом жизни последних», вышедшей в 1881 г., он приводит следующие данные. На одном гектаре почвы обитает 60 – 133 тыс., а в отдельных местах до 0,5 – 2 млн. дождевых червей. За сутки каждая особь пропускает через себя количество земли, равное его собственной массе. Таким образом, на одном гектаре дождевые черви перерабатывают около 250 кг земли, а там, где их особенно много, – до 2 – 3 тонн. Общее количество почвы, переработанной червями за год, образует слой толщиной около 3 мм.

Пресноводные олигохеты представляют собой ценную пищу для рыб.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Назовите особенности строения кольчатых червей.
2. Отличие первичной полости тела от вторичной?
3. Как организованы сегменты тела кольчецов?
4. Какие функции выполняет кровеносная система?
5. Особенности выделительной системы кольчецов.
6. Как устроена нервная система кольчатых червей?
7. Какое значение в природе имеют полихеты?
8. Какова роль олигохет в почвообразовании?

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (ARTHROPODA)

Этот тип не имеет равных среди других систематических групп по видовому разнообразию – он включает в себя более полутора миллионов (!) видов, т.е. больше, чем насчитывается видов у всех остальных организмов, вместе взятых. Каждый год зоологи открывают сотни новых видов, и по приблизительным оценкам общее количество существующих на Земле членистоногих может превышать два миллиона видов.

Членистоногие — это многоклеточные животные с билатеральной симметрией и вторичной полостью тела. В процессе онтогенеза сегментированный целом смешивается с остатками первичной полости тела, поэтому у взрослых членистоногих полость тела смешанная – *миксоцель*.

Имеется сегментация тела, однако, в отличие от гомономной сегментации кольчатых червей, у членистоногих она *гетерономная*, т.е. строение сегментов в разных частях тела неодинаково. У разных видов сегменты могут сливаться, образуя комплексы, или отделы тела. Обычно тело членистоногих состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка. Соседние отделы также могут сливаться между собой, а у некоторых форм сливаются все отделы, образуя монолитное тело. Количество сегментов тела у разных членистоногих может сильно различаться, также неодинаково количество сегментов в той или иной части тела, за исключением головы, которая обычно состоит из головной лопасти – *акрона* (гомологичного простомиуму полихет) и четырех сегментов. Однако общее количество сегментов, составляющих голову членистоногих, до сих пор вызывает споры, многие ученые считают, что там находится не четыре, а шесть сегментов. У большинства членистоногих на акроне имеются придатки – усики, или антенуллы, гомологичные пальпам полихет. Количество сегментов в груди и тем более в брюшке у разных групп членистоногих широко варьирует.

Тело членистоногих покрыто жесткой кутикулой, образующей наружный скелет (экзоскелет). При этом кутикула покрывает тело не только снаружи, но и выстилает начальные отделы многих трубчатых внутренних органов (например, переднюю и заднюю части кишечника, половые протоки и др.), поэтому у членистоногих вообще отсутствует мерцательный эпителий. Кутикула имеет очень сложное строение, в типичном случае она состоит из наружного слоя – *эпикутикулы* и расположенной ниже *протокутикулы*. Эпикутикула обеспечивает защиту животного от потери влаги. Ее образуют следующие слои: наружный цементный; восковой; липидный; кутикулиновый и гомогенный. Водонепроницаемая кутикула, предохраняющая от потери внутренней воды, дала возможность членистоногим (в отличие от кольчатых червей) длительное время находиться вне воды или сырой почвы.

Протокутикула, которая также имеет сложный состав, придает покровам прочность. Ее основой является азотсодержащий полисахарид – *хитин* (*греч.* chiton – хитон), который обеспечивает кутикуле гибкость. Жесткость конструкции придает связанный с хитином белок *артроподин*, причем его свойства усиливаются при взаимодействии с фенолами (дублении), так как при этом между атомными группами появляются дополнительные поперечные связи. Еще один компонент кутикулы – белок *резилин* – повышает эластичность кутикулы. У ракообразных и многоножек кутикула может дополнительно пропитываться солями и становиться более жесткой.

Покровная кутикула не образует на теле животного сплошного панциря, а разделена на отдельные пластинки – *склериты*, которые соединены между собой *сочленовными мембранами*. В зависимости от расположения склерит на сегменте тела различают дорзальные (спинные) пластинки – *тергиты*, латеральные (боковые) пластинки и вентральные (брюшные) – *стерниты*.

Наличие легких и прочных покровов позволяет животному перемещаться значительно быстрее, чем, скажем, наземным моллюскам, отягощенным весом раковины. В результате членистоногие являются первыми животными, которые в полной мере освоили наземный образ жизни и даже воздушное пространство.

Однако жесткая кутикула нерастяжима, что, естественно, сдерживает рост животного. Поэтому периодически происходит линька (экдизис), в ходе которой старая кутикула отслаивается и сбрасывается, а под ней к тому моменту уже образуется новая. Поскольку новая кутикула некоторое время остается мягкой и растяжимой, животное может увеличивать свои размеры. Ускоренному росту способствует наличие смешанной полости тела, пространства которой могут заполняться большими объемами жидкости, из-за чего размер тела быстро увеличивается. После этого покровы тела затвердевают, и дальнейшее увеличение линейных размеров становится невозможным вплоть до следующей линьки.

Главной особенностью членистоногих является наличие у них подвижных конечностей, которые, с точки зрения эволюционной теории, происходят от параподий полихет. Однако, в отличие от параподий, конечности членистоногих состоят из нескольких звеньев, подвижно соединенных между собой суставами, и способны совершать движения вокруг нескольких осей, а не вокруг одной. Такое строение конечности позволяет ей функционировать эффективнее параподии, в этом плане подвижность членистой конечности настолько же совершеннее параподии, насколько рука робота-манипулятора совершеннее весла на рыбацкой лодке. Кроме того, конечности, расположенные на разных частях тела, зачастую специализируются на выполнении определенных функций. Следует отметить, что суставы членистоногих, обеспечивающие подвижное соединение соседних члеников конечности, имеют совсем другое строение, чем суставы у позвоночных животных или у человека.

Усложнение движений невозможно без высокоорганизованной мышечной ткани. Мышечная система членистоногих также значительно более совершенна, чем у других типов беспозвоночных. Во-первых, у них появляется поперечнополосатая мышечная ткань, в которой постоянно имеются сократительные фибриллы, образованные белками актином и миозином (подробно о строении поперечнополосатой мышечной ткани рассказано в разделе «Мышечные ткани», см. том 1), из-за чего волокно сокращается гораздо быстрее, а ее деятельность становится более эффективной. Во-вторых, исчезает кожно-мускульный мешок, и соматическая мускулатура представлена пучками мышечных волокон – дискретными мышцами, а не образует сплошные мышечные слои, как это происходит в кожно-мускульном мешке у различных червей.

Мышечные пучки прикрепляются изнутри к наружному скелету и обеспечивают частные движения отдельных частей тела. При этом мышцы делятся на различные группы в зависимости от выполняемой функции (сгибатели – разгибатели, приводящие – отводящие, сфинктеры – дилятаторы и т.д.). Кроме того, в зависимости от степени совместной деятельности мышцы могут быть синергистами, если они совершают одинаковое движение в пределах одного сустава и поэтому сокращаются одновременно, и антагонистами, если они совершают противоположное движение, например, сгибание – разгибание, такие мышцы сокращаются только поочередно.

Таким образом, у членистоногих отчетливо проявляется функциональная дифференцировка изначально одинаковых органов (например, конечностей или отдельных мышц), вызванная специализацией этих органов для выполнения определенной функции. При этом количество выполняемых органом функций становится меньше, но значительно повышается эффективность выполнения какой-то конкретной функции. На это первым обратил внимание французский зоолог XIX в. **Анри Мильн-Эдвардс**, который сделал вывод, что степень

организации в животном мире повышается по мере «разделения физического труда» путем видоизменения органов. При этом следует отметить, что сам ученый не был эволюционистом и понимал видоизменение органов не как результат постепенных преобразований, а как данность.

У членистоногих имеется хорошо развитая *пищеварительная система* с четко дифференцированными отделами пищеварительного тракта: передняя, средняя и задняя кишка. При этом передняя и задняя кишка имеют эктодермальное происхождение и выстланы кутикулой, средняя кишка происходит из энтодермы. У многих представителей имеется развитой ротовой аппарат, в разные отделы пищеварительного тракта впадают протоки многочисленных мелких и крупных желез.

Высокая подвижность членистоногих обеспечивается хорошо развитыми дыхательной и кровеносной системами. Строение *дыхательной системы* у разных групп разнообразно, при этом можно выделить три основных типа дыхания: жаберное, легочное и трахейное. Жабры имеются у первичноводных членистоногих (ракообразных) и представляют собой видоизмененные конечности или их выросты. Легкие также образуются из конечностей, они имеются у наземных форм. Трахейное дыхание является наиболее совершенным, оно представляет собой систему многочисленных ветвящихся трубочек, пронизывающих тело животного, по которым проходит воздух. Обычно у тех или иных членистоногих представлен только один тип органов.

Кровеносная система у членистоногих незамкнутого типа. По сосудам течет *гемолимфа*, которая представляет собой кровь, смешанную с тканевой жидкостью. Дыхательный пигмент находится в растворенном состоянии. Клеточные элементы представлены, главным образом, фагоцитами. Движение гемолимфы осуществляется сокращениями сердца, расположенного

на спинной стороне тела. Гемолимфа из сердца попадает в сосуды, а из них изливается в полостные лакуны, окружающие внутренние органы, и заполняет их. Поэтому заполненная кровью полость тела членистоногих называется *гемоцелем*. У членистоногих с трахейным типом дыхательной системы кровь обеспечивает только транспорт питательных веществ, поскольку органы снабжаются кислородом непосредственно из трахей. У всех остальных форм кровеносная система доставляет к органам и питательные вещества и кислород.

Выделительная система у разных групп членистоногих образована коксальными железами, перикардиальными клетками, мальпигиевыми сосудами, жировым телом и др.

Нервная система организована по типу брюшной нервной цепочки, т.е. как у кольчатых червей. При этом усиливается роль надглоточных ганглиев, которые сообща образуют головной мозг, состоящий из трех отделов: переднего – *протоцеребрума* (*греч.* protos – первый, *лат.* cerebrum – мозг), среднего – *дейтоцеребрума* (греч. deuteros – второй, *лат.* cerebrum – мозг) и заднего – *тритоцеребрума* (*греч.* tritos – третий). Отмечается тенденция к олигомеризации ганглиев брюшной нервной цепочки, что выражается в уменьшении количества узлов за счет их слияния. Обычно очень хорошо развиты многочисленные *органы чувств*, обеспечивающие животному восприятие основных внешних раздражителей (свет, температуру, звук и др.).

Половая система членистоногих обычно раздельнополая, причем нередко выражен половой диморфизм. Бесполое размножение отсутствует, способность к регенерации выражена слабее, чем у кольчатых червей (например, разрезанное пополам животное погибает, а не регенерирует в две новые особи).

Тип членистоногие подразделяется на четыре подтипа: трилобитообразные, жабродышащие, трахейные и хелицеровые. Ниже мы рассмотрим организацию последних трех подтипов.

Подтип Жабродышащие (Branchiata)

Класс Ракообразные (Crustacea)

Ракообразные – единственный класс подтипа жабродышащих. Все они являются первичноводными животными, поэтому в качестве органов дыхания у них имеются особые выросты конечностей – жабры, или *эпиподиты* (*греч.* epi – на, над, сверху, podos – нога). Представители этого класса отличаются от всех остальных членистоногих наличием двух пар усиков, кроме того, у многих примитивных ракообразных сохраняется двуветвистое строение конечностей, которое считается изначальным. С повышением организации двуветвистые конечности сменяются одноветвистыми.

Экологические формы ракообразных могут быть самыми разнообразными. Среди них встречаются морские и пресноводные виды. Часть из них ведут донный образ жизни (бентосные формы), другие плавают в толще воды, входя в состав зоопланктона. Известны сидячие ракообразные (неподвижно прикреплены к донному субстрату), некоторые виды являются паразитами. Очень немногие представители класса ведут наземный образ жизни. Всего известно около 25 000 видов, однако известны далеко не все, и по мере освоения человеком океанских глубин число изученных видов ракообразных будет, по-видимому, расти.

Внешнее строение ракообразных может быть весьма разнообразным. Тело расчленено на три отдела: голову (cephalon), грудь (thorax) и брюшко (abdomen). У примитивных форм сегменты одной части тела незаметно переходят в другую (например, грудь без ясной границы переходит в брюшко), у более высокоорганизованных части тела дифференцированы.

Строение головы у разных форм может иметь свои особенности. Например, у жаброногих голова состоит из протоцефалона (protocephalon) и гнатоцефалона. В состав протоцефалона входит акрон, несущий первую пару

антенн (антеннулы), и следующий за ним первый сегмент головы, несущий вторую пару антенн. Гнатоцефалон образуют остальные три сегмента головы. У многих ракообразных (например, у веслоногих, тонкопанцирных, равноногих, разноногих) оба отдела головы – протоцефалон и гнатоцефалон – сливаются в монолитную составную голову – синцефалон (syncephalon). У десятиногих раков (к ним относятся речной рак, омары, лангусты, крабы и др.) голова сливается с грудью, образуя головогрудь (cephalothorax).

На сегментах головы располагаются различные придатки, которые могут быть парными и непарными. Непарным придатком является верхняя губа, которая представляет собой складку кутикулы. Парные придатки – это антенны и видоизмененные конечности. На акроне находится пара первых антенн – антеннулы (рис. 160), являющиеся гомологами пальпам полихет, они служат для осязания и обоняния.

Сегменты головы несут конечности, которые гомологичны параподиям полихет. В своем исходном строении конечность состоит из членистого основания – протоподита, от которого отходит внутренняя (эндоподит – *греч.* endon – внутри, podos – нога) и наружная (экзоподит – *греч.* exo – снаружи, вне, podos – нога) ветви (рис. 161). Однако конечности, расположенные в разных отделах тела, специализируются для выполнения определенных функций, в связи с чем их строение может сильно различаться. Конечности первого сегмента видоизменяются во вторую пару антенн, значительно более длинную, чем антеннулы акрона. Антенны выполняют функцию осязания, у лангустов очень длинные бичевидные антенны помогают животному обороняться, а у некоторых видов (например, у водяных блох) помогают плыть.

Остальные три сегмента головы также несут конечности, но они обычно видоизменяются в ротовые части и осуществляют первичную обработку пищи. Конечности второго сегмента головы преобразуются в верхние челюсти, которые также называют жвалами,

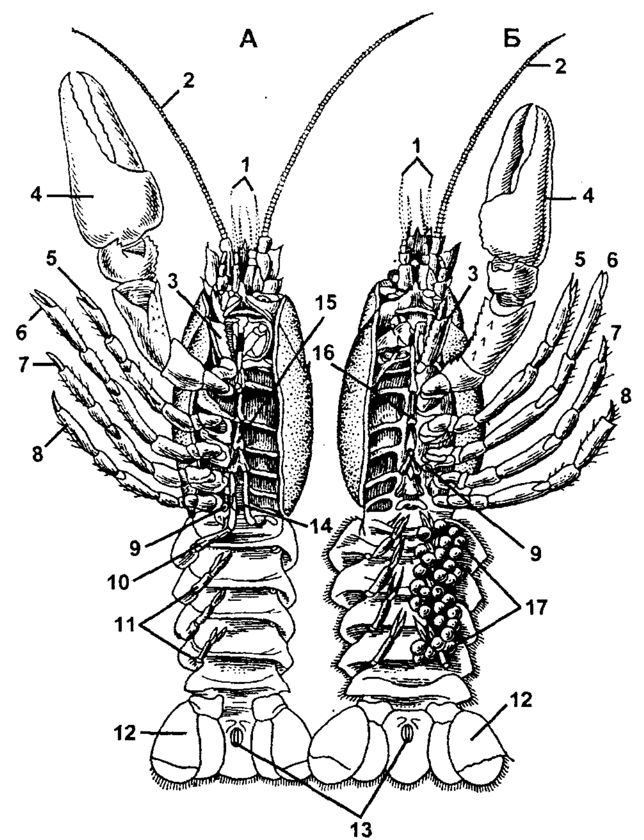


Рис. 160. *Речной рак (Astacus astacus). Вид с брюшной стороны: А – самец; Б – самка; 1 – первые антенны; 2 – вторые антенны; 3 – третья пара ногочелюстей; 4 – 8 – ходильные ноги (торакоподы); 9 – половое отверстие; 10 – вторая пара брюшных ножек; 11 – третья – пятая пары брюшных ножек; 12 – шестая пара брюшных ножек; 13 – анальное отверстие; 14 – первая пара брюшных ножек; 15 – стернит V грудного сегмента; 16 – стернит IV грудного сегмента; 17 – развивающиеся яйца, прикрепленные к брюшным ножкам (из Гексли)*

или мандибулами (интересно, что у позвоночных мандибула обозначает нижнюю челюсть, а максила – верхнюю, тогда как у членистоногих наоборот). Двуветвистое строение мандибул сохраняется на личиночной стадии, а у взрослых особей обычно сохраняется только протоподит (*греч.* protos – первый, podos – нога), несущий зазубренную жевательную поверхность (рис. 162),

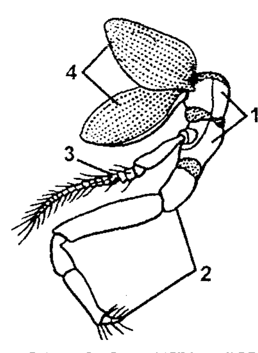


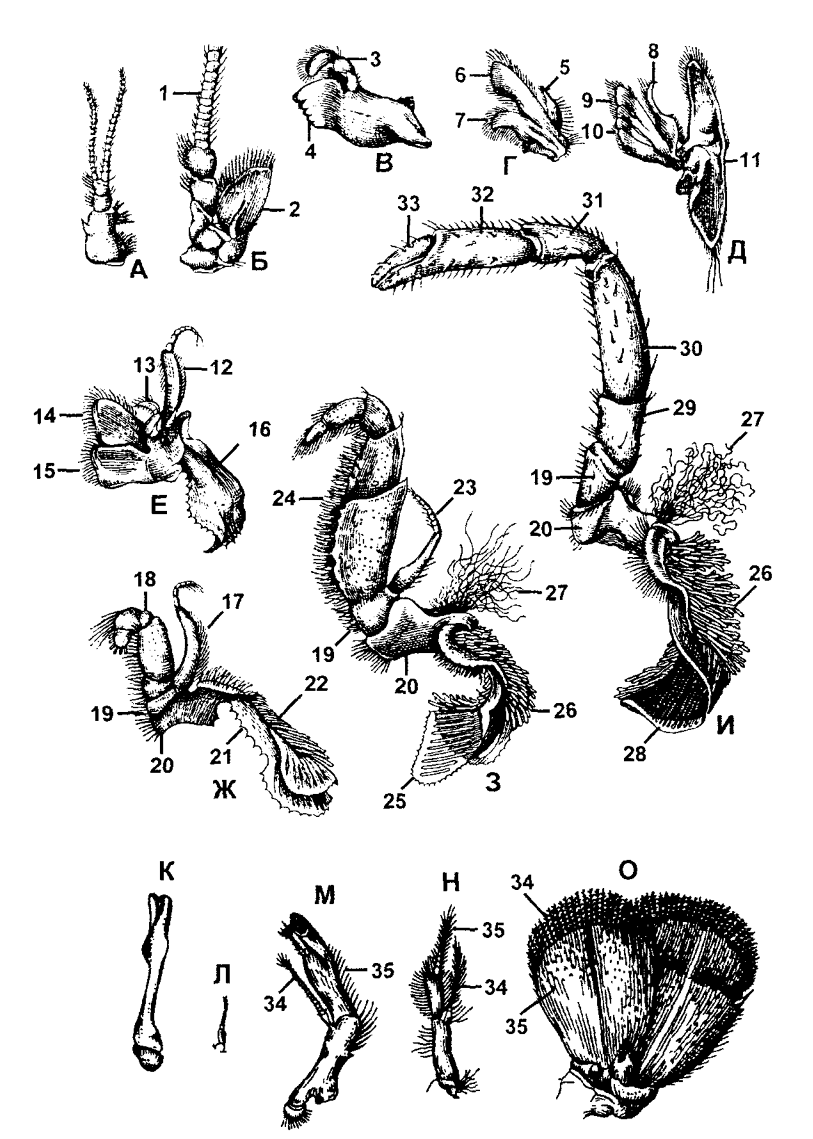
Рис. 161. *Схема строения примитивной конечности ракообразных:*
1 – протоподит; 2 – эндоподит; 3 – экзоподит; 4 – эпиподиты – дыхательные придатки (по Снодграссу)

а обе ветви редуцируются. Конечности III и IV головных сегментов представлены соответственно первой и второй парами нижних челюстей – максилл (см. рис. 162-В, 162-Г).

Конечности грудных сегментов также специализируются. У многих видов (например, у речного рака) конечности первых трех пар грудных сегментов преобразуются в ногочелюсти, которые помогают удерживать пищу (см. рис. 162-Е, 162-Ж, 162-З). Остальные ножки служат для передвижения либо по твердому субстрату (ходильные ноги), либо для плавания (см. рис. 162-И).

Брюшные сегменты несут конечности (плэоподы) только у высших раков, при этом они обычно специализируются не для движения, а для дыхания или размножения, поэтому у самцов и самок они могут иметь различное строение (см. рис. 162-К, 162-Л, 162-М, 162-Н). Последняя пара брюшных конечностей (уроподы) видоизменилась в уплощенные пластинки, которые вместе с анальной лопастью (тельсоном) образуют широкий плавник. Когда рак быстрыми движениями подгибает под себя брюшко, он способен относительно

Рис. 162. *Конечности речного рака (Astacus astacus):*
А – первая антенна (антеннула); Б – вторая антенна; В – мандибула; Г – первая максилла; Д – вторая максилла; Е – первая ногочелюсть; Ж – вторая ногочелюсть; З – третья ногочелюсть; И – ходильная нога второй пары; плэоподы первой пары самца (К) и самки (Л); второй пары самца (М); третьей пары самки (Н); О – уроподы шестой пары брюшных конечностей (А – И – конечности головогруди, К – О – конечности брюшка); 1 – эндоподит вторых антенн; 2 – экзоподит (squata) вторых антенн; 3 – щупик мандибул; 4 – жевательная пластинка мандибул; 5 – эндоподит первых максилл; 6 – дистальная жевательная лопасть (basipodit) первых максилл; 7 – проксимальная жевательная лопасть (coxopodit) первых максилл; 8 – эндоподит вторых максилл; 9 – дистальная лопасть (basipodit) вторых максилл; 10 – проксимальная лопасть (coxopodit) вторых максилл; 11 – скафогнатит; 12 – экзоподит первых ногочелюстей; 13 – эндоподит первых ногочелюстей; 14, 15 – жевательные лопасти первых ногочелюстей; 16 – эпиподит; 17 – экзоподит вторых ногочелюстей; 18 – эндоподит



вторых ногочелюстей; 19 – базиподит; 20 – коксоподит; 21 – эпиподит вторых ногочелюстей; 22 – жабры вторых ногочелюстей; 23 – экзоподит третьих ногочелюстей; 24 – эндоподит третьих ногочелюстей; 25 – эпиподит третьих ногочелюстей; 26 – жабра; 27 – нити коксоподита; 28 – эпиподит второй пары ходильных ног; 29 – исхиоподит (ischiopodit); 30 – мероподит (meropodit); 31 – карпоподит (carpopodit); 32 – проподит (propodit); 33 – дактилоподит (dactylopodit); 34 – экзоподит; 35 – эндоподит (из Гексли)

быстро плыть в характерном для раков направлении – задом наперед. Общее количество конечностей у разных видов широко варьирует, например, у речного рака их насчитывается 19 пар.

Анатомия. *Покровы тела.* Внешние покровы ракообразных образованы пластинками кутикулы, покрывающими со всех сторон тело. При этом спинные пластинки (тергиты) обычно более широки, чем брюшные (стерниты), поэтому амплитуда сгибания тела значительно больше амплитуды разгибания (это хорошо заметно, когда животное плывет). Кутикула образуется гиподермальным эпителием (гиподермой), лежащим непосредственно под ней. Как мы уже говорили, кутикула членистоногих является наружным скелетом. У примитивных ракообразных покровы относительно тонкие, но у более высокоорганизованных форм они утолщаются и образуют жесткий панцирь. У многих ракообразных (например, речного рака) в области головогруди сегментация утрачивается и слившиеся пластинки формируют головогрудной щит – *карапакс*. У некоторых видов карапакс настолько разрастается, что образует раковину, полностью закрывающую тело животного.

Для кутикулы ракообразных характерно отсутствие водонепроницаемого слоя, который не нужен водному, но совершенно необходим наземному животному. Однако у наземных ракообразных (например, мокрицы) этот слой также отсутствует, поэтому они вынуждены заселять сырые места с влажным воздухом. Другой особенностью является то, что наружный слой кутикулы обычно пропитывается солями, что значительно повышает жесткость покровов. Кутикула ракообразных содержит разнообразные пигменты, которые и определяют окраску животного. Панцирь речного рака в процессе варки становится красным из-за наличия соответствующего пигмента. У живого рака этот пигмент имеется в том же количестве, но он замаскирован другими пигментами и поэтому не заметен. При кипячении большинство пигментов разрушаются, а красный сохраняется и становится видным.

Жесткий панцирь надежно защищает тело животного, однако не позволяет ему расти. Поэтому периодически происходит линька, которая сопровождается сложными биохимическими изменениями и усилением обменных процессов. Из старой кутикулы, которая впоследствии будет сброшена, всасываются необходимые животному вещества, что приводит к ее истончению. Этому способствует особый гормон линьки, под воздействием которого ферменты растворяют внутренние слои кутикулы. В тканях накапливаются определенные органические вещества и минеральные соли, например, у речного рака в гиподерме откладываются гранулы гликогена, а в печени – соли. Эпителий гиподермы постепенно образует новую кутикулу, которая располагается между гиподермой и старой кутикулой. Затем старая кутикула разрывается и животное покидает ее, оставляя пустой панцирь.

Некоторое время после линьки покровы остаются мягкими, поэтому в этот период животное беззащитно. Однако лишь тогда возможен его рост и рак стремится максимально эффективно использовать ситуацию. Понятно, что быстрый рост ткани естественным путем невозможен, поэтому ткани попросту обводняются, что значительно увеличивает их объем и, соответственно, приводит к увеличению линейных размеров животного. Постепенно покровы пропитываются известью и затвердевают, восстанавливая защищенность рака, но прекращая рост. Со временем содержание воды в тканях и внутренних полостях уменьшается, а в самих тканях увеличивают количество клеток, т.е. происходит их действительный рост.

Линька регулируется различными гормонами, прежде всего нейрогормоном *синусовой железы*, расположенной в глазном стебельке. Его синтезируют нейросекреторные клетки, расположенные группами по ходу зрительного нерва, после чего гормон по аксонам транспортируется в синусную железу (которая на самом деле не продуцирует гормон, а только накапливает его).

Этот гормон блокирует синтез гормона, стимулирующего линьку, и таким образом препятствует наступлению линьки. Животное может линять только в том случае, если содержание гормона синусовой железы уменьшится.

Внутренняя поверхность кутикулы образует углубления и гребни, к которым прикрепляются скелетные мышцы. Как и у всех членистоногих, соматическая мускулатура ракообразных не образует сплошных слоев, характерных для кожно-мускульного мешка червей, а дифференцирована на отдельные пучки, которые, сокращаясь, обеспечивают определенное движение конечности или другой части тела. Такая дифференцировка мускулатуры позволяет совершать гораздо более сложные движения, чем это возможно у других беспозвоночных животных. А более эффективно работающая поперечнополосатая мышечная ткань способна совершать движения намного быстрее, чем гладкая мускулатура. Прикрепляясь своими концами к различным сегментам или членикам конечности, мышечный пучок осуществляет движение только в определенном суставе, поэтому движения весьма разнообразны.

Пищеварительная система ракообразных хорошо развита и состоит из трубчатого пищеварительного тракта, в который впадают протоки желез. Кишечник включает в себя переднюю, среднюю и заднюю кишку. Передняя кишка, включающая в себя пищевод и желудок, имеет эктодермальное происхождение. На всем протяжении она выстлана кутикулой, которая в процессе линьки также отслаивается и выходит через ротовое отверстие в виде трубки. В некоторых отделах передней кишки кутикулярная выстилка образует утолщения, служащие для перетирания жесткой пищи.

Ротовое отверстие спереди прикрыто непарным выростом кутикулы – верхней губой, а сзади нижней губой. В рот поступает пища, частично измельченная челюстями, затем она проходит дальше в толстостенный мускулистый пищевод, а по нему в желудок. У речного рака объемистый желудок подразделяется на два

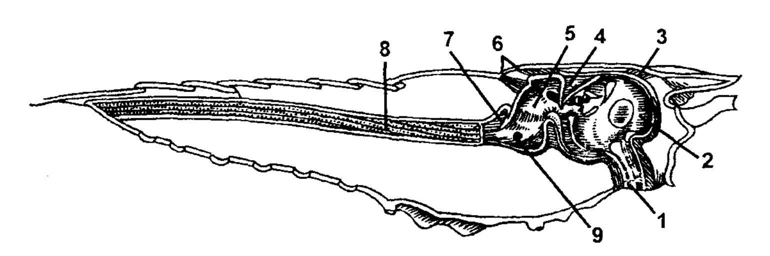


Рис. 163. *Сагиттальный разрез, показывающий расположение основных частей органов пищеварения речного рака:*
1 – пищевод; 2 – кардиальная часть желудка; 3 – передние мышцы желудка; 4 – срединный зуб; 5 – пилорическая часть желудка; 6 – задние мышцы желудка; 7 – слепой дорзальный вырост средней кишки; 8 – задняя кишка; 9 – отверстие, ведущее в проток гепатопанкреаса (из Гексли)

отдела – *кардиальный* (передний) и *пилорический* (задний) (рис. 163). В кардиальном отделе имеются три кутикулярные пластинки, с помощью которых осуществляется вторичная механическая переработка пищи, поэтому этот отдел желудка еще называют жевательным, а его кутикулярное оснащение – «желудочной мельницей». Лучшему перетиранию пищи способствуют зазубренные края жевательных пластинок, кроме того, они пропитаны известью. Пища в кардиальном отделе не только измельчается, но и подвергается химической переработке секретами, которые поступают из печени.

В пилорическом отделе желудка, который имеет меньшие размеры, но устроен сложнее, происходит сортировка пищевых частиц. Мелкие в дальнейшем поступают в среднюю кишку и в печень, где окончательно перерабатываются. Более крупные из желудка направляются непосредственно в заднюю кишку и без дальнейшей обработки выводятся через анальное отверстие. Отцеживание пищевой кашицы обеспечивают волосковидные выросты кутикулы, выстилающей пилорический отдел желудка.

У примитивных форм (например, веслоногих) средняя кишка не образует выростов, но у большинства ракообразных в ней имеются боковые железистые выросты, которые называют печеночными или просто печенью. У речного рака печень образована двумя самостоятельными

лопастями (правой и левой), каждая из которых впадает в среднюю кишку. Секрет печени содержит пищеварительные ферменты (липазы, протеазы и гидролазы), а также эмульгирует жиры, находящиеся в пище. Таким образом, печень ракообразных совмещает в себе функции печени и поджелудочной железы, поэтому зоологи нередко предпочитают обозначать ее специальным термином – hepatopancreas, или просто пищеварительной железой. В клетках самой печени происходит внутриклеточное расщепление мелких частиц. Поскольку печень частично выполняет функции средней кишки, то более развитая печень обычно влечет за собой уменьшение длины средней кишки, а менее развитая – ее увеличение.

Задняя кишка имеет вид обычной прямой трубки, которая тянется через все брюшко и заканчивается анальным отверстием. У речного рака длина задней кишки более чем в десять раз превышает длину средней кишки. На ее внутренней поверхности имеются шесть продольных складок. Как и передняя кишка, задняя имеет эктодермальное происхождение и также выстлана кутикулой, которая отслаивается при линьке.

Пища у ракообразных очень разнообразна, например, речной рак всеяден – питается водной растительностью, охотно поедает живую добычу, падаль и т.д. Плавающие рачки, образующие зоопланктон, являются фильтраторами. Часть ракообразных ведет паразитический образ жизни, у некоторых из них кишечник полностью редуцирован.

Дыхательная система у мелких форм отсутствует, поэтому газообмен у них осуществляется через всю поверхность тела. Однако у большинства ракообразных имеются специализированные структуры, обеспечивающие газообмен, – жабры. Анатомически жабрами являются тонкостенные пластинчатые или ветвистые эпиподиты (наружные выросты протоподитов ножек). Обычно жабры развиваются на грудных сегментах, у речного рака они расположены в жаберных камерах

головогруди, причем отграничены там от окружающей среды и внутренних органов. Вода постоянно поступает в жаберные камеры за счет быстрых машущих движений отростка максилл и омывает жабры. У многих мелких рачков жабры ничем не прикрыты. У наземных ракообразных (например, мокрицы) газообмен осуществляется в глубоких ветвящихся впячиваниях покровов ножек, которые обильно омываются гемолимфой.

Кровеносная система у ракообразных не замкнута. Часть пути гемолимфа проходит по сосудам с собственными стенками, другую часть – по лакунам и синусам полости тела. Строение кровеносной системы у разных видов широко варьирует. Движение гемолимфы по сосудам обусловливается сокращениями сердца, расположенного на спинной стороне тела в груди, или в брюшке, в зависимости от того, где находятся жабры. У некоторых видов оно имеет вид длинной трубки с многочисленными отверстиями (остиями) в каждом сегменте, у десятиногих раков сердце относительно короткое и снабжено только тремя парами остий. При систоле остии закрываются, и гемолимфа проталкивается в артерии, которые нередко отходят от сердца в большом количестве и в разных направлениях. Например, у речного рака от сердца отходят три непарные (глазная, верхняя брюшная и нисходящая) и две парные (сяжковые, или антеннальные, и печеночные) артерии (рис. 164). Артерии несколько раз ветвятся на более мелкие, из них гемолимфа изливается в полостные лакуны, расположенные между внутренними органами. Протекая по синусам, гемолимфа отдает кислород органам и тканям, при этом насыщаясь отходами катаболизма. После этого она собирается в крупный вентральный (брюшной) синус, расположенный в брюшной части головогруди, и оттуда направляется в латеральные синусы, идущие вдоль головогруди вблизи жабр. Из этих синусов гемолимфа поступает в жабры, где происходит газообмен. Насытившись кислородом, гемолимфа оттекает от жабр по жаберно-сердечным каналам в полость перикардия и через остии проникает в сердце.

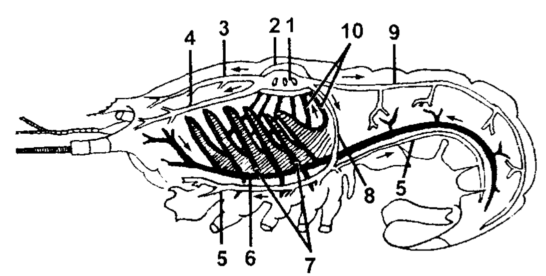


Рис. 164. *Схема кровеносных сосудов и главнейших лакун у десятиногого рака (Decapoda macrura): 1 – сердце; 2 – перикардий; 3 – передняя аорта, или глазная артерия; 4 – сяжковая артерия; 5 – нижняя брюшная (поднервная) артерия; 6 – брюшной венозный синус; 7 – приносящие жаберные сосуды; 8 – нисходящая артерия; 9 – верхняя брюшная артерия; 10 – жаберно-сердечные каналы. Печеночные артерии на схеме не изображены; стрелками обозначено движение гемолимфы (из А. В. Иванова и соавт.)*

Если жабры отсутствуют и газообмен осуществляется через всю поверхность тела, кровеносная система развита значительно хуже или вообще полностью редуцируется.

Дыхательными пигментами у разных ракообразных служат гемоглобин или гемоцианин (этот пигмент при взаимодействии с кислородом становится синеватым), растворенные в гемолимфе.

Выделительная система представлена парными видоизмененными целомодуктами (метанефридиями). Каждый из них состоит из небольшого мешочка, представляющего собой остаток цело́ма и сообщающегося с ним через отверстие (нефростом, лишенный ресничек) извитого выводного канала с железистыми стенками. Дистальный конец канала образует расширение – мочевой пузырь, от него отходит короткий канал, который открывается наружу. У ракообразных возможно два типа выделительных структур, причем они оба имеют примерно одинаковое строение (описанное выше), но выводные каналы у них открываются по-разному: либо у основания антенн – антеннальные, или зеленые (из-за характерного зеленоватого цвета), железы, либо у основания второй пары максилл – максиллярные железы. В ходе онтогенеза обычно один тип выделительных желез сменяется другим, причем у высших раков (в том числе и у речного рака) во взрослом состоянии имеются антеннальные железы, а у всех остальных – максиллярные.

Нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца и брюшной нервной цепочки. Передний отдел представлен сложноорганизованным головным мозгом (надглоточным ганглием), состоящим из парных ганглиев: переднего (протоцеребрума), иннервирующего глаза, среднего (дейтоцеребрума), иннервирующего антеннулы, и заднего (тритоцеребрума), который иннервирует вторую пару антенн. Окологлоточные коннективы (от них часто отходят нервы ко второй паре антенн) соединяют головной мозг с подглоточным ганглием.

Организация брюшной нервной цепочки во многом отличается от кольчатых червей. Прежде всего у большинства видов (за исключением некоторых примитивных форм, например жаброногов) брюшные нервные стволы сближаются, а соседние ганглии, находящиеся в одном сегменте, сливаются (рис. 165), кроме того, сливаются ганглии, находящиеся в разных сегментах, из-за чего длина нервной цепочки и количество узлов в ней уменьшаются. Например, у речного рака на 18 задних сегментов тела приходится лишь 12 ганглиев.

Наряду с соматической, у ракообразных также имеется развитая вегетативная (симпатическая) нервная система, которая состоит из головного отдела и симпатического нерва с сопутствующими ганглиями. Она регулирует деятельность внутренних органов и прежде всего пищеварительной системы.

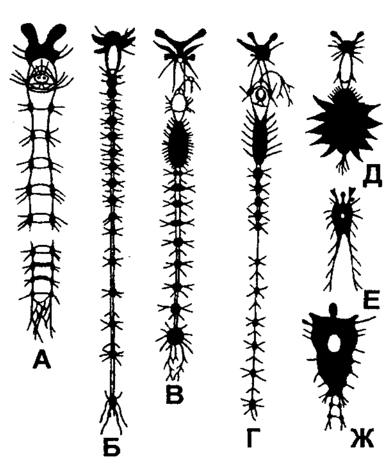


Рис. 165. *Типы строения центрального нервного аппарата ракообразных:* *А – отр. Anostraca; Б – отр. Euphausiacea; В – отр. Stomatopoda; Г – отр. Decapoda – длиннохвостые Macrura; Д – отр. Decapoda – крабы; Е – отр. Copepoda; Ж – подкл. Ostracoda (по Гизбрехту)*

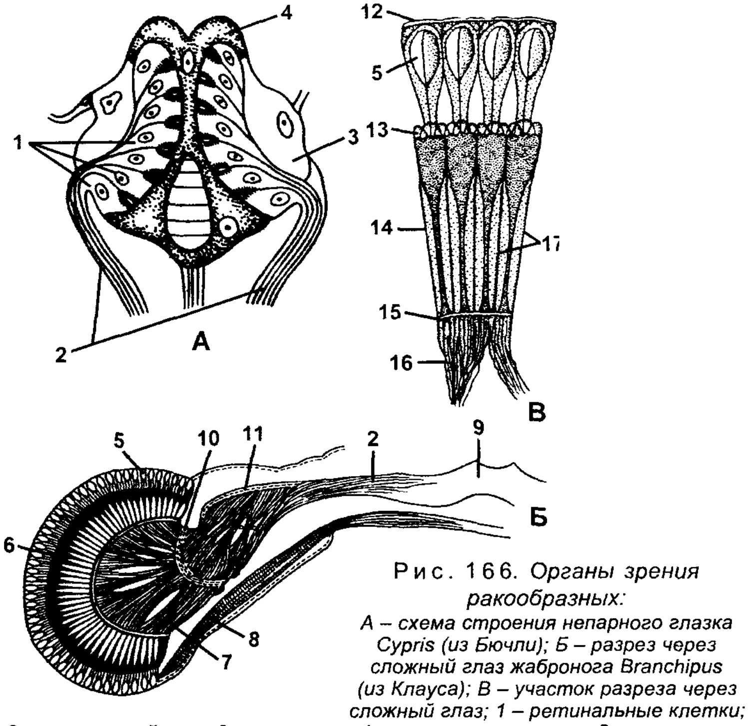


Рис. 166. *Органы зрения ракообразных:*
А – схема строения непарного глазка Cypris (из Бючли); Б – разрез через сложный глаз жабронога Branchipus (из Клауса); В – участок разреза через сложный глаз; 1 – ретинальные клетки; 2 – зрительный нерв; 3 – хрусталик; 4 – пигментные клетки; 5 – хрустальные конусы; 6 – слой ретинальных и пигментных клеток; 7 – нервные волокна; 8 – мускул глазного стебелька; 9 – мозг; 10, 11 – ганглиозные скопления нервных клеток; 12 – хитиновая прозрачная кутикула; 13 – дистальные части ретинальных клеток; 14 – ретинальные клетки; 15 – базальная мембрана; 16 – нервные волокна, отходящие от базальной части ретинальных клеток; 17 – прослойки пигмента между отдельными омматидиями

Нервная ткань ракообразных, наряду с обычными нервными клетками, также содержит нейроэндокриноциты, которые синтезируют нейрогормоны, обеспечивающие гуморальную регуляцию внутренних процессов.

Органы чувств представлены глазами, органами осязания, органами химического чувства и органами равновесия. Глаза могут быть сложными и более простыми. Сложные, или фасетированные, глаза состоят из многочисленных мелких глазков – *омматидиев*, каждый из которых функционирует индивидуально и охватывает определенную часть окружающего пространства

Таблица 2

Изменение количества и размеров фасеток при росте рака
(по Бернгардту)

Длина рака, см	Число фасеток	Размеры фасеток, мкм
1	635	22
4,5	1930	46
10	2275	60
13	3050	65

(рис. 166). В результате рак воспринимает окружение в виде мозаичного изображения. Отдельный омматидий состоит из светопреломляющих линз и чувствительных клеток, от которых отходят отростки, формирующие зрительный нерв. Между собой глазки отделены тонкими прослойками пигмента. Установлено, что количество омматидиев в сложном глазе речного рака становится больше с возрастом рака, одновременно увеличиваются их размеры (табл. 2).

Сложные глаза являются парными и обычно сидят на специальных выростах – глазных стебельках, которые хорошо заметны у речных раков, или крабов.

Другой тип глаза имеет меньшие размеры и устроен не так сложно. Он состоит из пигментного бокала, к которому по бокам прилежат четыре группы чувствительных клеток. Над бокалом располагается светопреломляющая линза – хрусталик (см. рис. 166-А). Простой глаз всегда непарен, обычно он располагается на нижней поверхности головы между антеннулами. Поскольку он имеется у личинки – науплиуса, его также называют *науплиальным глазом*, однако у веслоногих и многих ракушковых раков такие глаза сохраняются и во взрослом состоянии, причем сложные глаза у них не развиваются. Многие листоногие раки во взрослом состоянии имеют оба типа глаз, а часть высших раков – только сложные.

Механические раздражения воспринимаются волосками, покрывающими тело и особенно конечности, прежде всего антенны и антеннулы. Органами химического чувства являются волоски с очень тонкой кутикулой, расположенные только на антеннулах. У основания

таких волосков находятся биполярные нейроны, их чувствительный отросток направлен к волоску, а аксон – в ганглий. Большинство ракообразных не имеют органов равновесия, однако у речного рака и многих других десятиногих в основании антеннулы имеется статоцист. Обычно статоцист представляет собой открытое мешковидное впячивание покровов, сообщающееся с окружающей средой. В процессе линьки вместе со сбрасываемой кутикулой отторгается и выстилка статоциста. Затем через отверстие статоциста в его полость попадают песчинки, которые выполняют роль статолитов. Дно статоциста выстлано тонкой кутикулой с чувствительными волосками, которые фиксируют смещение статолитов при изменении положении тела животного в пространстве.

Половая система чаще всего раздельная, лишь у немногих представителей усоногих раков, ведущих сидячий образ жизни, имеет место гермафродитизм. У раздельнополых часто выражен половой диморфизм (т. е. у самцов и самок различается не только внутреннее строение, но и внешнее), например, у низших форм (особенно у паразитических) самка намного крупнее самца. Половые железы закладываются парно, но в ходе эмбрионального развития оба зачатка обычно сливаются между собой, образуя непарную гонаду. Лишь у немногих примитивных форм сохраняются парные половые железы.

У самца речного рака семенник расположен в головогруди. Его передняя часть состоит из двух лопастей, но задний отдел непарный (рис. 167). Гистологически семенник состоит из множества

Рис. 167. *Мужской половой аппарат речного рака:*
1 – парная часть семенника;
2 – непарная часть семенника;
3 – семяпровод; 4 – семявыносящий канал; 5 – половое отверстие;
6 – основание задней грудной ноги (из Гексли)

трубочек – семенных канальцев, в которых происходит сперматогенез. От семенника в области соединения парной и непарной частей отходят два ветвящихся семяпровода, причем их железистая проксимальная часть намного тоньше толстостенной дистальной, выполняющей функцию семяизвергательного канала. Мужские половые протоки открываются наружным отверстием на основании пятой пары ходильных ног. Спермии речного рака имеют дисковидную форму и снабжены многочисленными лучевидными отростками. У многих видов спермии совершенно неподвижны, при этом они часто имеют крупные размеры. Так, например, спермий ракушковых раков является самым длинным среди всех животных вообще – его длина достигает 6 мм, что в десять раз больше самого рака (!).

Строение яичника у самки речного рака во многом напоминает строение семенника – его передняя часть также парная, а задняя – цельная (рис. 168). Парные яйцеводы имеют железистые стенки, проходя через них, яйцеклетки окружаются скорлупой. Длина яйцеводов относительно небольшая, они не образуют петель и открываются наружу на основаниях третьей пары ходильных ног. У многих видов самки имеют семяприемники, куда при копуляции поступает сперма самца, которая хранится там до оплодотворения яиц. Расположение половых отверстий у разных видов может быть неодинаковым.

Половой акт у различных ракообразных протекает по-разному, часто довольно своеобразно. У многих оплодотворение внутреннее,

1
2

Рис. 168. *Женский половой аппарат речного рака: 1 – яичник; 2 – яйцевод (из Гексли)*

при этом самец передает самке пакет со спермой – сперматофор, или вводит сперму в половые отверстия самки. У речного рака половые партнеры становятся напротив друг друга и открывают брюшные стороны. Сперма самца стекает по желобкам первой пары брюшных ножек, специализированных в копулятивные органы, и переносится на стернит VIII сегмента груди. Там сперма застывает и превращается в сперматофор. При откладке яиц самка подворачивает брюшко к груди, растворяет массу, окружающую спермии, при этом спермии освобождаются и оплодотворяют яйца. Затем оплодотворенные яйца приклеиваются к брюшным ножкам самки, где и продолжают свое развитие. Откладка яиц у речного рака происходит в конце осени – начале зимы. Перед этим самка обязательно линяет. Ракообразные заботятся о потомстве. Некоторое время после вылупления молодые рачата остаются под брюшком матери и, следовательно, под ее защитой.

У большинства ракообразных из яйца выходит личинка – *науплиус*, которая ведет планктонный образ жизни. Периодически линяя, личинка растет, и с каждой линькой ее тело удлиняется, увеличивается число сегментов, развиваются конечности и внутренние органы (рис. 169). У высших раков науплиус развивается в другую личинку – *зоеа*, у которой развиты ротовые части и ногочелюсти, но отсутствуют остальные конечности, кроме последней пары (рис. 170). Перелиняв, зоеа становится *мизидной личинкой*, с развитыми грудными конечностями (рис. 171), а та после очередной линьки

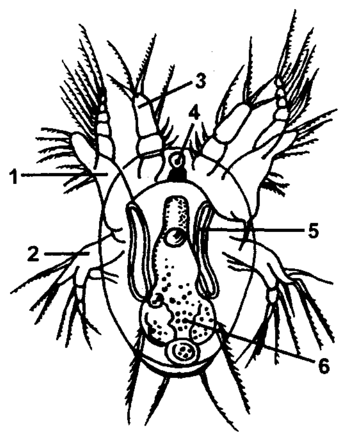
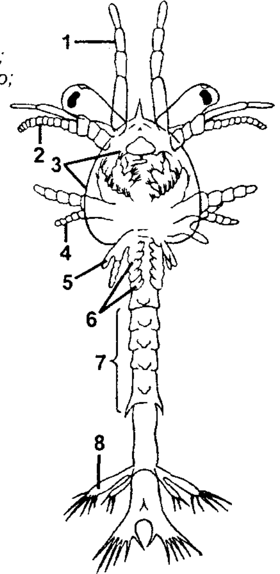


Рис. 169. *Личинка науплиус циклопа (Cyclops):*
1 – антенна; 2 – мандибула; 3 – антеннула; 4 – науплиальный глаз; 5 – антеннальная выделительная железа; 6 – кишечник (по Клаусу)

Рис. 170. *Личинка зоеа пениды:*
1 – первые антенны; 2 – вторые антенны;
3 – мандибулы и максиллы; 4, 5 – ногочелюсти;
6 – зачатки ходильных конечностей; 7 – брюшко;
8 – последняя пара брюшных конечностей
(из А. В. Иванова и соавт.)



видоизменяется в молодую особь. У крабов начальные личиночные стадии проходят в яйце, из которого сразу выходит зоеа, а у речного рака развитие проходит вообще без метаморфоза, и из яйца выходит маленький рак.

Значение ракообразных в природе очень велико. Крупные донные ракообразные являются прекрасными санитарами водоемов, поедая погибших животных. Мелкие формы создают основу зоопланктона, которым питаются большое количество водных организмов, причем зачастую очень крупные, например некоторые усатые китообразные и самые крупные рыбы (китовая и гигантская акулы).

Многие ракообразные, например речной рак, омары, лангусты, многие креветки, крабы и др., используются человеком в пищу. Некоторые ракообразные представляют интерес с точки зрения паразитологии, поскольку являются промежуточными хозяевами некоторых опасных гельминтов. Например, веслоногий рачок циклоп служит первым промежуточным хозяином для личинки широкого лентеца.

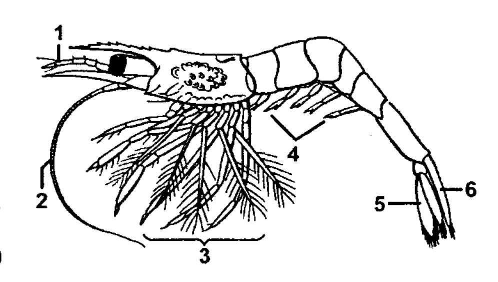


Рис. 171. *Мизидная личинка пандалуса:*
1 – первые антенны;
2 – вторые антенны;
3 – грудные конечности;
4 – брюшные конечности;
5 – уроподы; 6 – тельсон
(из А. В. Иванова и соавт.)

Подтип Трахейные (Tracheata)

В этот подтип входят наземные и вторично водные членистоногие, у которых газообмен осуществляется с помощью трахей. Подтип объединяет два класса: насекомые и многоножки.

Класс Насекомые (Insecta)

Этот класс является самым многочисленным не только среди членистоногих, но и среди всех животных вообще. Более того, видов одних только насекомых значительно больше, чем известных видов всех остальных организмов, вместе взятых. Полагают, что насекомых насчитывается не менее полутора миллионов видов. Великолепная адаптивная радиация позволила насекомым освоить практически все оболочки биосферы – гидросферу, верхнюю часть литосферы и даже нижние слои атмосферы. Насекомые являются единственными беспозвоночными, которые имеют крылья и способны к активному произвольному полету, что позволило им в полной мере освоить воздушное пространство. Ни одна другая группа беспозвоночных не в состоянии соперничать с насекомыми по разнообразию адаптаций к самым разным условиям обитания.

Внешнее строение. Тело насекомых четко разделено на голову, грудь и брюшко (рис. 172), соединенные между собой подвижно. Голова состоит из акрона и слившихся четырех сегментов головы, окруженных общей хитиновой капсулой. На голове располагается ротовое отверстие, глаза и четыре пары придатков (см. рис. 172-1, 172-2, 172-3, 172-6). Придатками акрона является пара антенн, которые гомологичны антеннулам (первой паре антенн) ракообразных. Антенны насекомых также называют усиками, или сяжками, они, в основном, выполняют функцию различных органов чувств, прежде всего осязания и обоняния. Причем многие насекомые обладают очень тонким обонянием, поэтому усики у них перистые, у других видов их строение может быть иным.

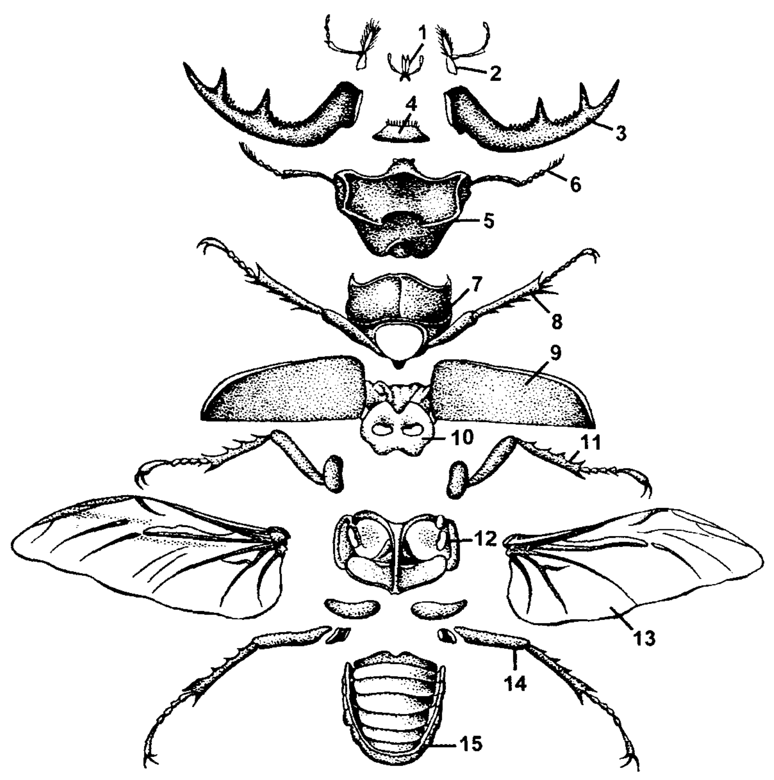


Рис. 172. *Расчленение жука-оленя (Lucanus cervus):*
1 – нижняя губа; 2 – нижняя челюсть; 3 – мандибула; 4 – верхняя губа; 5 – голова; 6 – сяжки; 7 – переднегрудь; 8 – первая пара грудных конечностей; 9 – передняя пара крыльев – надкрылья; 10 – среднегрудь; 11 – вторая пара грудных конечностей; 12 – заднегрудь; 13 – задние крылья; 14 – третья пара грудных конечностей; 16 – брюшко (из Гилярова)

I сегмент головы у насекомых редуцирован, поэтому вторая пара антенн не образуется. Придатки остальных трех сегментов головы являются видоизмененными конечностями, которые располагаются вокруг ротового отверстия и в своей совокупности образуют ротовой аппарат. В его состав входят: придатки II сегмента – мандибулы, или верхние челюсти (если мандибулы мощные, то их также называют жвалами); придатки III сегмента – первая пара нижних челюстей, или первые максиллы; сросшиеся придатки IV сегмента – вторая пара нижних

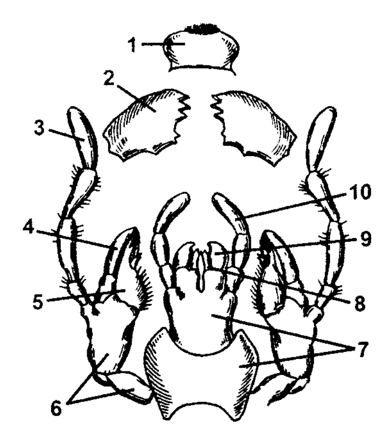


Рис. 173. *Ротовой аппарат грызущего типа черного таракана:*
1 – верхняя губа; 2 – верхняя челюсть – мандибула; 3 – нижнечелюстной щупик; 4 – наружная лопасть нижней челюсти; 5 – внутренняя лопасть нижней челюсти; 6 – нижняя челюсть, состоящая из стволика и основного членика; 7 – нижняя губа, состоящая из подбородка и подподбородка; 8 – внутренняя лопасть нижней губы; 9 – наружная лопасть нижней губы; 10 – нижнегубной щупик (по Гертвигу)

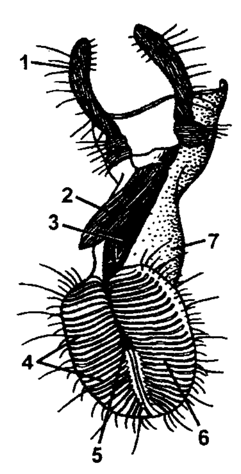


Рис. 175. *Лижущий ротовой аппарат мухи (Musca domestica).*
Вид спереди и снизу:
1 – нижнечелюстной щупик; 2 – верхняя губа; 3 – гипофаринкс; 4 – каналы фильтрующего аппарата; 5 – ротовое отверстие; 6 – лопасти нижней губы; 7 – нижняя губа (из Шванвича)

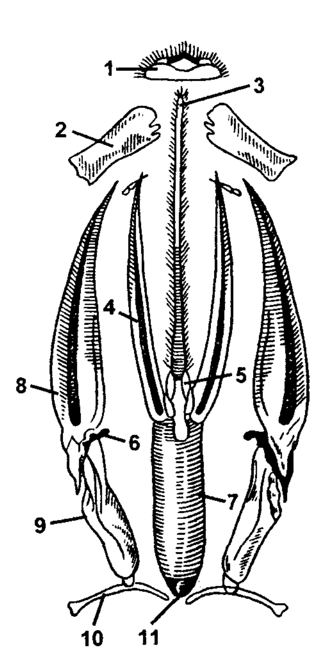


Рис. 174. *Лакающие ротовые органы шмеля (Bombus):*
1 – верхняя губа; 2 – верхняя челюсть; 3 – язычок – сросшиеся внутренние лопасти нижней губы; 4 – нижнегубной щупик; 5 – наружная лопасть нижней губы; 6 – нижнечелюстной щупик; 7 – подбородок; 8 – нижняя челюсть; 9 – стволик; 10 – основной членик; 11 – подподбородок (по Богданову-Катькову)

Рис. 176. *Сосущий ротовой аппарат бабочки:*

А – голова бабочки с расправленным хоботком; Б – участок хоботка при большом увеличении; 1 – основание усиков; 2 – верхняя губа; 3 – нижнегубной щупик; 4 – нижняя губа; 5 – хоботок – нижние челюсти; 6 – фасетированный глаз; 7 – правая и левая нижние челюсти; 8 – места соединения челюстей; 9 – полость хоботка; 10 – трахеи; 11 – мускулатура хоботка (по Веберу)

челюстей, или вторые максиллы, которые вместе образуют непарную нижнюю губу. К ротовому аппарату также относится и верхняя губа, но ее происхождение не связано с конечностями – она представляет собой обычный вырост кутикулы. Строение ротового аппарата непосредственно зависит от характера пищи и может быть весьма разнообразным (рис. 173 – 177).

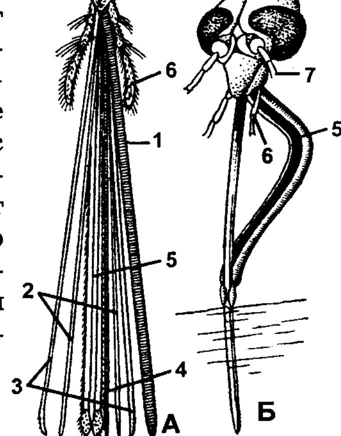


Рис. 177. *Колющие ротовые органы комара:*

А – хоботок комара в расправленном виде (по Муру); Б – положение ротовых частей во время акта сосания крови (по Веберу); В – поперечный разрез через хоботок комара (из Зёликмана); 1 – верхняя губа; 2 – мандибула; 3 – нижняя челюсть; 4 – гипофаринкс; 5 – нижняя губа; 6 – нижнечелюстной щупик; 7 – сяжки

У всех насекомых грудь состоит из трех сегментов, которые называют переднегрудью, среднегрудью и заднегрудью, соответственно. Все они несут по одной паре ходильных конечностей, а последние два сегмента еще и по паре крыльев. Общий план строения ходильной ноги у насекомых схож, но у разных форм имеются свои особенности, связанные с образом жизни этого вида. Членики конечности подвижно соединены между собой суставами, что позволяет животному совершать разнообразные движения с высокой амплитудой.

Крылья насекомых не имеют никакого отношения к конечностям, морфологически они представляют собой выросты покровов тела, куда продолжаются нервные волокна и элементы трахейной системы, хорошо заметные на крыле в виде жилок. Развитие крыла начинается с мешковидного зачатка на поверхности тела. Когда зачаток крыла расправляется, в него затекает гемолимфа, при этом крыло увеличивается в размерах и приобретает характерную форму. Затем гемолимфа оттекает из полости зачатка, его стенки тесно сближаются, а гиподерма утончается, трахеи остаются в крыле и, как мы уже говорили, становятся жилками.

Напомним, что обычно имеются две пары крыльев, которые располагаются на среднегруди и заднегруди. Однако чаще всего обе эти пары не равноценны, хотя у стрекоз они почти одинаковы (рис. 178). У полужесткокрылых (клопов) передняя пара крыльев частично затвердевает, а у жесткокрылых (жуков) затвердевает полностью и превращается в жесткие надкрылья – элитры, которые не способны к машущему полету и просто защищают заднюю пару настоящих крыльев. У двукрылых (комары и мухи), напротив, полноценными крыльями становится передняя пара,

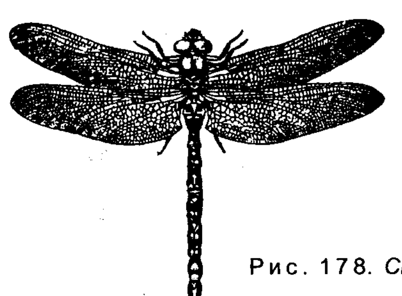


Рис. 178. *Стрекоза коромысло (Aeschna) (из Гилярова)*

Рис. 179. *Двухвостка (Campodea plusiochaeta) (по Лебокку и Стаху)*

тогда как задняя уменьшается в размерах и видоизменяется в жужальца.

Происхождение крыльев до сих пор остается неясным, существует несколько предположений, согласно одному из них, крылья возникли из неподвижных выростов покровов – паранотумов. Относительно небольшое количество видов насекомых бескрылы. Часть из них утратила крылья в связи с паразитическим образом жизни, например блохи, вши (см. далее рис. 192). Однако имеются и первичнобескрылые насекомые – это все скрыточелюстные (рис. 179) и примитивные открыточелюстные (щетинкохвостки).

Брюшко насекомых может содержать разное количество сегментов, причем у примитивных форм сегментов больше (например, у отряда бессяжковых из подкласса скрыточелюстных брюшко состоит из 11 сегментов), а у более сложных – меньше (например, у двукрылых – всего четыре-пять сегментов). Конечности на брюшке обычно отсутствуют, но у примитивных форм (например, щетинкохвостки), а также у тараканов они сохраняются в виде придатков.

Анатомия. Тело насекомых покрыто трехслойной кутикулой (рис. 180), которая выделяется наружу поверхностным эпителием – гиподермой. Кутикула имеет обычное для наземных членистоногих строение, снаружи она покрыта водонепроницаемой мембраной (напомним, что у ракообразных этот слой кутикулы отсутствует, поскольку не нужен в водной среде). В покровах имеются многочисленные волоски и различные железы.

К покровам тела изнутри прикрепляются скелетные мышцы, которые у насекомых развиты чрезвычайно хорошо и образованы поперечнополосатой мышечной тканью. Общее количество мышечных пучков

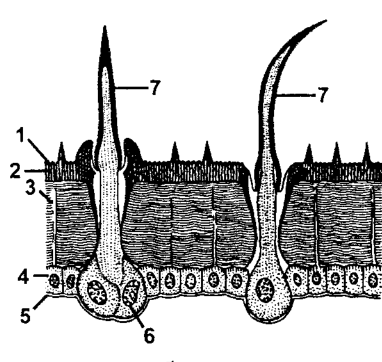


Рис. 180. *Строение покровов насекомого:*
1 – наружный слой кутикулы; 2 – средний слой кутикулы; 3 – внутренний слой кутикулы; 4 – гиподерма; 5 – базальная мембрана; 6 – клетка, образующая волосок; 7 – волосок (из Бей-Биенко)

может достигать двух тысяч (напомним, что у человека насчитывается всего около 600 скелетных мышц). Такое разнообразие мышц позволяет насекомым совершать очень сложные движения. Все части тела подвижны, особенно конечности и голова, мускулатура брюшка организована проще.

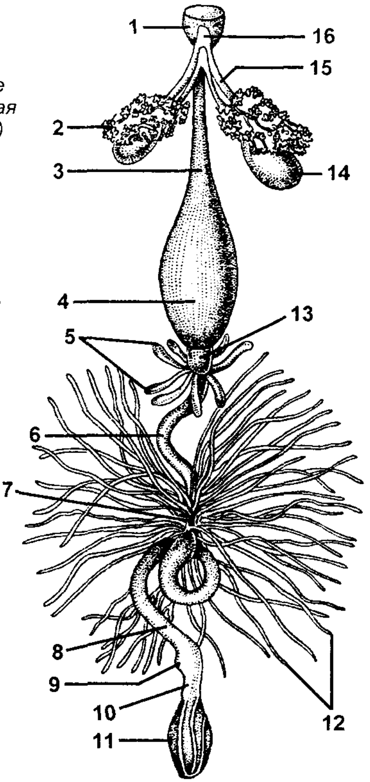
Особое значение для насекомого имеют крыловые мышцы, обеспечивающие машущие движения крыла в полете. Функциональной особенностью крыловых мышц является то, что на каждый нервный импульс их волокна реагируют серией сокращений, что позволяет животному совершать очень большое число взмахов крыла (например, некоторые комары совершают свыше тысячи взмахов в секунду).

Пищеварительная система хорошо развита и состоит из пищеварительного тракта (передней, средней и задней кишки), начинающегося ротовым отверстием и заканчивающегося анальным, а также пищеварительных желез (рис. 181). Строение каждого из отделов зависит непосредственно от характера пищи.

Расположенная на голове ротовая полость окружена частями ротового аппарата. В нее впадают протоки слюнных желез, которых может быть от одной до трех пар. У гусениц слюнные железы видоизменены, они выделяют жидкость, которая на воздухе быстро затвердевает, превращаясь в прочную шелковую нить.

Короткая изогнутая глотка продолжается в более узкий и длинный пищевод, который у многих видов (особенно питающихся жидкой пищей, например пчел) внизу образует расширение – зоб. В нем пища задерживается,

Рис. 181. *Пищеварительная система черного таракана:*
1 – глотка; 2 – слюнные железы; 3 – пищевод; 4 – зоб; 5 – пилорические придатки; 6 – средняя кишка; 7 – тонкая кишка; 8 – толстая кишка (тонкая (7) и толстая (8) вместе составляют заднюю кишку); 9 – слепой вырост толстой кишки; 10 – прямая кишка; 11 – клоакальное расширение; 12 – мальпигиевы сосуды; 13 – жевательный желудок; 14 – резервуар слюнной железы; 15 – выводной проток; 16 – непарный проток (по Веберу)



перемешивается и подвергается воздействию пищеварительных ферментов. Например, пчелиный мед представляет собой цветочный нектар, частично переработанный ферментами в зобе пчелы. У хищных насекомых, а также у питающихся твердой пищей (например, тараканов, саранчи и др.) после зоба следует жевательный желудок, мускулистая стенка которого образует твердые выросты, перетирающие грубо измельченную ротовыми частями пищу в гомогенную кашицу. Вся передняя кишка имеет эктодермальное происхождение и выстлана изнутри кутикулой.

Средняя кишка имеет энтодермальное происхождение и выстлана не кутикулой, а железистым эпителием с очень высокими клетками. Поскольку секреция этих клеток сопровождается отделением части апикальной (т.е. обращенной к просвету кишки) цитоплазмы, они быстро погибают и сменяются новыми, за счет деления стволовых клеток, расположенных в регенерационных криптах. Мышечная оболочка тоньше, чем в передней кишке, состоит из наружного продольного (отдельные волокна) и сплошного внутреннего

кольцевого слоев. Напомним, что у членистоногих соматическая мускулатура образована поперечнополосатой мышечной тканью, а висцеральная (входящая в состав стенок внутренних органов) – гладкой.

В этом отделе кишечника происходит расщепление биополимеров и всасывание питательных веществ. Особенностью насекомых является то, что клетки средней кишки не выделяют слизи, но образуют вокруг пищевой массы *перитрофическую мембрану*. В результате эти массы не соприкасаются с эпителием и не повреждают его. Через перитрофическую мембрану внутрь проникают ферменты, расщепляющие полимеры пищи. В обратном направлении (к эпителию кишки) мигрируют мономеры (аминокислоты и моносахариды), но для высокомолекулярных веществ мембрана непроницаема. Для увеличения функциональной поверхности в начале средней кишки имеются несколько слепых выпячиваний – пилорические придатки. Кроме того, стенки средней кишки образуют многочисленные складки.

На границе между средней и задней кишкой у насекомых имеются многочисленные мальпигиевы сосуды, о которых речь пойдет ниже при обсуждении выделительной системы. Задняя кишка, как и передняя, имеет эктодермальное происхождение и также выстлана кутикулой, которая образует складки и покрыта мелкими волосками. В отличие от передней кишки, в мышечной оболочке средней кишки снаружи располагается продольный слой, а кольцевой под ней. Задняя кишка может быть дифференцирована на несколько отделов и иметь значительную длину. Например, у черного таракана вначале идет короткий и тонкий отдел – тонкая кишка, снабженная в дистальной части мышечным сфинктером. Затем следует более длинная и широкая толстая кишка, со слепым выростом в дистальной части. Задняя кишка заканчивается прямой кишкой, которая перед анальным отверстием образует клоакальное расширение с шестью ректальными железами, служащее для накопления фекалий.

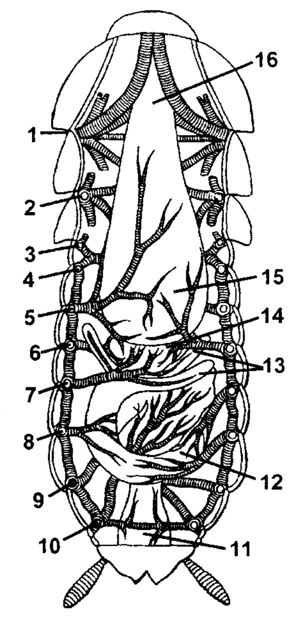


Рис. 182. *Трахейная система черного таракана. Вид со спинной стороны:*
1, 2 – первая и вторая грудные стигмы;
3 – 10 – первая – восьмая брюшные стигмы;
11 – прямая кишка; 12 – средняя кишка;
12 – пилорические отростки средней кишки;
14 – жевательный желудок; 15 – зоб;
16 – пищевод. Покровы спинки удалены, внутренние органы в их естественном положении (из Мэйла)

Пища у насекомых может быть самой разнообразной, но обычно имеет место определенная специализация. Различные насекомые потребляют жидкую и грубую пищу растительного и животного происхождения, пища может быть свежей или гниющей. Некоторые насекомые, например термиты, содержат в своем кишечнике симбиотические микроорганизмы, которые расщепляют недоступную для них целлюлозу поедаемой древесины. Многие виды являются паразитами.

Дыхательная система у насекомых трахейного типа. По бокам двух задних сегментов груди и сегментов брюшка имеются до десяти пар отверстий – *стигм*, которые ведут в крупные трахейные стволы. Внутри тела насекомого стволы многократно ветвятся, образуя тонкие трубочки – трахеи, сообщающиеся между собой на брюшной стороне (рис. 182). Самые мелкие трахеи – трахеолы, лишенные кутикулярной выстилки, – имеют тонкие стенки, что облегчает газообмен. Трахеи пронизывают все тело насекомого, причем концевые ветви могут даже проникать внутрь отдельных клеток. Эти трубочки, имеющие эктодермальное происхождение, развиваются в ходе онтогенеза из глубоких впячиваний стенки тела. Все трубочки, за исключением трахеол, выстланы кутикулой, которая образует спиральное утолщение, упрочняющее стенку. Для обмена газов с атмосферным воздухом животное совершает дыхательные движения, при этом брюшко более или менее часто пульсирует.

У личинок, ведущих водный образ жизни (например, у личинок поденок или стрекоз), стигмы отсутствуют и система трахей замкнута. Внешний газообмен у них происходит в листовидных жабрах, пронизанных трахеями, после чего кислород разносится по телу обычным для трахейных животных способом.

Кровеносная система насекомых, как и у всех членистоногих, незамкнутая. Сердце, расположенное на спинной стороне под слоем мышц в полости перикардиального синуса, имеет вид длиной трубки, задний конец которой слепой. Сердце по своей длинной оси разделено перегородками на несколько камер (чаще две, но бывает и больше) с отверстиями (остиями) в боковых стенках и клапанами. Передний конец трубки продолжается в аорту, куда поступает гемолимфа после сокращения (систолы) сердца, обратный ток жидкости невозможен из-за клапанов. Аорта направляется к голове и там открывается. Из головы гемолимфа стекает по синусам в грудь и брюшко, омывает внутренние органы и поступает в полость перикардиального синуса, окружающего сердце.

Поступление гемолимфы в полость сердца (диастола) происходит при сокращении парных крыловидных мышц, расположенных по ходу сердца под ним. Эти мышцы соединены с верхней диафрагмой перикардиального синуса, сокращаясь, они поднимают диафрагму вверх, снижая тем самым давление в полости синуса. Это обеспечивает приток гемолимфы в расширившийся перикардиальный синус, откуда она затем через остии поступает в сердце. Отток гемолимфы из сердца обратно в перикардий предотвращают клапаны остий. Частота сердечных сокращений зависит от функциональной нагрузки; так, например, сердце бабочки бражника в покое сокращается 60 раз, а в полете – до 150 раз в минуту.

Относительная простота кровеносной системы насекомых (например, отсутствие периферических сосудов) объясняется тем, что часть ее функций (тканевой газообмен) выполняет хорошо развитая дыхательная трахейная система. Поскольку обмен газов во всем теле

обеспечивают трахеи, кровеносная система служит только для транспорта питательных и биологически активных веществ (например, гормонов) к органам и тканям и удаления из них продуктов распада.

Гемолимфа содержит мало дыхательного пигмента (по причинам, рассмотренным выше), поэтому чаще всего бесцветна (редко окрашена). Форменные элементы малочисленны, в основном они являются фагоцитами.

Выделительная система у насекомых представлена мальпигиевыми сосудами, перикардиальными клетками, нефроцитами и жировым телом. Мальпигиевы сосуды располагаются на границе между средней и задней кишкой, но морфологически принадлежат задней кишке и развиваются из нее. Количество сосудов у разных видов варьирует от 2 до 200 (у черного таракана – 80 – 100) у взрослых особей, у личинок меньше. Каждый сосуд имеет вид тонкой трубочки, свободный конец которой оканчивается слепо, а другой впадает в полость кишечника. Снаружи сосуды покрыты сетью мышечных волокон, сокращение которых обеспечивает им некоторую подвижность. В цитоплазме рабочих клеток мальпигиевых сосудов, обращенных в полость, имеются многочисленные экскреторные включения.

Из гемолимфы, омывающей снаружи мальпигиевы сосуды, поглощаются растворенные продукты распада (главным образом, белкового обмена) и переводятся в нерастворимую форму – кристаллы мочевой кислоты, которые поступают в полость сосудов и постепенно перемещаются по направлению к полости кишки. Затем освободившаяся вода всасывается обратно в гемолимфу через стенки сосудов или (большей частью) посредством ректальных желез, а обезвоженные продукты выделения выводятся наружу через анальное отверстие вместе с фекалиями. Такая организация выделительных структур очень выгодна для насекомых, поскольку выводит из организма практически сухие вещества, что существенно снижает потерю воды и позволяет им обитать в очень жарком климате в условиях дефицита

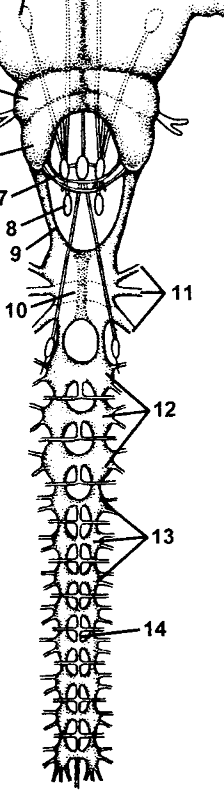
воды. Однако у видов, не испытывающих недостатка влаги (например, тлей), обратная реабсорбция воды из выделяемых продуктов не происходит и экскременты часто становятся жидкими.

Перикардиальные клетки рассеяны по боковым стенкам перикардия, их основной функцией является поглощение из гемолимфы токсичных веществ. Таким же образом функционируют и другие выделительные клетки – нефроциты, которые располагаются группами у основания передней пары ног и на голове вблизи нижней губы.

Выделительной функцией обладает также жировое тело, которое свойственно только насекомым и многоножкам. Этот орган представляет собой объемистую рыхлую ткань, которая образует многочисленные пласты и тяжи в теле животного, особенно в брюшке. Жировое тело выполняет несколько функций. Прежде всего в нем запасаются питательные вещества, что позволяет животному длительное время обходиться без пищи. Кроме того, в клетках жирового тела накапливаются продукты обмена, причем, попав в жировые клетки, эти вещества остаются в них навсегда и не выводятся из организма. У некоторых насекомых (например, черного таракана) в центре структур жирового тела находятся клетки, содержащие бактерии, однако роль микроорганизмов в этом процессе еще не ясна.

Нервная система, как и у всех других членистоногих, образована головным мозгом и брюшной нервной цепочкой (рис. 183). Головной мозг представляет собой сложно организованный надглоточный ганглий. Его верхнюю часть составляет протоцеребрум с большими зрительными долями, иннервирующими глаза. Туда же относятся грибовидные тела, управляющие наиболее сложными движениями и рефлекторной деятельностью, поэтому грибовидные тела лучше всего развиты у общественных насекомых (например, муравьев, пчел и др.) со сложными внутрисемейными отношениями. Ниже располагается дейтоцеребрум, его значительную часть составляют обонятельные доли, иннервирующие усики.

Рис. 183. *Схема строения нервной системы насекомого:*
1 – протоцеребрум;
2 – нейросекреторные клетки;
3 – оптическая область мозга;
4 – дейтоцеребрум;
5 – антеннальный нерв; 6 – тритоцеребрум;
7 – кардиальные тела; 8 – прилежащие тела; 9 – окологлоточные коннективы;
10 – подглоточный ганглий; 11 – нервы, идущие к ротовым конечностям;
12 – ганглии грудных сегментов;
13 – ганглии брюшных сегментов;
14 – непарный нерв симпатической системы (из Вюрмбаха)



Самую нижнюю часть головного мозга и большую часть окологлоточных коннективов, ведущих к подглоточному ганглию, образует тритоцеребрум. Этот отдел мозга развит значительно хуже предыдущих, поскольку у насекомых отсутствует вторая пара антенн (напомним, что у ракообразных тритоцеребрум иннервирует именно их). Все отделы головного мозга парные и сообщаются с одноименным ганглием противоположной стороны посредством комиссуральных проводящих путей.

Брюшная нервная цепочка состоит из крупного подглоточного ганглия (иннервирует части ротового аппарата), трех менее крупных грудных ганглиев (иннервируют, главным образом, мышцы конечностей и крыловые мышцы) и самых мелких брюшных ганглиев (иннервируют сегменты брюшка). Число брюшных ганглиев у разных видов неодинаково, но всегда меньше количества сегментов в брюшке (только у некоторых личинок может быть 11 ганглиев, но у взрослых особей их всегда меньше). У многих насекомых соседние ганглии сливаются, при этом возникают более крупные скопления нервных клеток.

Кроме соматической нервной системы, у насекомых хорошо развита вегетативная (симпатическая) нервная система. Она начинается от нервов, отходящих от головного мозга, и включает в себя собственные ганглии. Симпатическая нервная система управляет деятельностью внутренних органов.

Наряду с нервными клетками, проводящими импульсы, во всех отделах нервной системы насекомых имеются нейросекреторные клетки. Их секреты поступают по аксонам в особые железы – кардиальные и прилежащие тела, расположенные над пищеварительным трактом за головным мозгом. Наряду с другими железами внутренней секреции, они обеспечивают гуморальную регуляцию деятельности организма.

Поведение многих насекомых очень сложное. В особенности это относится к общественным насекомым (муравьям, пчелам и др.), обладающим сложными механизмами коммуникации, при которых информация передается от одной особи к другой. Например, пчела, обнаружившая крупный источник пищи, сообщает о его местонахождении посредством сложных движений (пчелиного танца). Еще более сложно поведение муравьев, разные виды которых демонстрируют удивительные поведенческие способности. Наряду со сложнейшими внутрисемейными отношениями, многие муравьи вступают в контакт с другими муравьями. Например, муравьи-амазонки, с точки зрения человеческой морали, являются настоящими рабовладельцами, поскольку всю работу за них выполняют особи других видов, которых они время от времени похищают. Для этого они периодически совершают набеги на соседние муравейники и забирают куколок. Вышедшие из куколок молодые муравьи уже не стремятся покинуть «чужой» муравейник и нормально там живут. Другие муравьи занимаются скотоводством (ухаживают за тлями и питаются их сахаристыми экскрементами) и земледелием (разводят в специальных отсеках муравейника грибы на субстрате из измельченных листьев). Мексиканские

медовые муравьи запасают пищу в желудках своих же собратьев, у которых брюшко настолько увеличивается, что не позволяет животному перемещаться. Поэтому такие муравьи все время находятся в муравейнике и время от времени отрыгивают проголодавшимся особям хранящуюся в них пищу.

Органы чувств у насекомых обычно многообразны и развиты очень хорошо. Насекомые способны воспринимать все основные типы раздражений: тактильные (механические), вкусовые, обонятельные, звуковые, световые – и способны определять положение тела в пространстве. Отсутствие некоторых из этих функций обычно вызвано особенностями образа жизни того или иного вида насекомых.

Механические раздражения воспринимают сенсиллы, расположенные, главным образом, на усиках. Отклонение чувствительного волоска приводит к возбуждению чувствительной клетки, которая передает электрический импульс отростку нервной клетки.

Вкусовые сенсиллы, расположенные на органах ротового аппарата и на дистальных члениках ходильных ног, являются органами вкуса. Они способны определять различные вкусовые оттенки пищи. Обонятельные сенсиллы имеют разнообразное строение, но непременным условием является наличие разрыва в кутикуле, через который происходит контакт с определяемым летучим веществом. Эти сенсиллы располагаются, в основном, на антеннулах и на челюстных щупиках. У многих насекомых обоняние развито великолепно, например, самец шелкопряда способен обнаружить самку по запаху феромона на расстоянии нескольких километров, при этом воспринимается крайне низкая концентрация летучего вещества (на уровне отдельных молекул).

Несмотря на то что большинство насекомых способно воспринимать звуки, специальные органы слуха имеются не у всех. Например, они отсутствуют у черного таракана, хотя тот слышит (возможно, за счет вибрации волосков, покрывающих тело). Обычно эти

органы развиваются у тех насекомых, которые сами способны издавать звуки, например, у кузнечиков имеются тимпанальные органы, расположенные на ногах. Узкая щель ведет в барабанную полость, разделенную в центре двумя барабанными мембранами, между которыми проходят две трахеи. Скопления чувствительных клеток (*сколпофоры*) прилежат к барабанной перепонке и к проходящей через конечность трахее, которая, по-видимому, выполняет роль резонатора. Отростки чувствительных клеток образуют барабанный (тимпанальный) нерв, направляющийся в ганглий. Примерно также устроены органы слуха других насекомых (некоторых бабочек, саранчи, сверчков и др.), однако они могут располагаться в других местах. Например, у кобылок они располагаются по бокам первого сегмента брюшка, у других – вблизи основания крыльев и т. д.

Глаза насекомых могут быть простыми и сложными. Простые глаза позволяют воспринимать свет, но не могут различать предметы. Они имеют светопреломляющую линзу, под которой располагаются рецепторные клетки, окруженные пигментными клетками (рис. 184). Простые глаза имеются как у личинок, так и у взрослых особей, однако у последних они закладываются заново, поскольку в процессе онтогенеза личиночные глаза дегенерируют.

Значительно более совершенными являются сложные глаза (рис. 185), образованные большим количеством отдельных глазков – омматидиев, строение которых не соответствует описанным выше обычным простым глазкам. Каждый омматидий окружен прозрачной

Рис. 184. *Схема строения простого глазка:*
1 – прозрачный участок роговицы – хрусталик; 2 – пигментные клетки; 3 – чувствительные клетки; 4 – центральные отростки чувствительных клеток (по Веберу)



Рис. 185. *Схема строения сложного глаза насекомого, участок глаза вырезан: 1 – роговица – прозрачная кутикула; 2 – хрустальный конус; 3 – пигмент между омматидиями (по Гессе)*

кутикулой – роговицей, которая в совокупности с нижележащим хрустальным конусом составляет светопреломляющую линзу. Под линзой располагаются рецепторные клетки, их светочувствительные части совместно составляют светочувствительный элемент – *рабдом*. Друг от друга омматидии отделены прослойками из пигментных клеток, причем у ночных насекомых пигмент при слабом освещении перемещается в верхнюю часть клетки, а в ее нижней части пропускает лучи на рецепторы соседних глазков, что позволяет более эффективно использовать падающий свет. У дневных насекомых пигмент не перемещается, и соседние омматидии постоянно разделены пигментом. Центральные отростки чувствительных клеток в совокупности образуют зрительный нерв, направляющийся в протоцеребрум головного мозга.

Каждый омматидий в составе сложного (или фасеточного) глаза функционирует как отдельный глаз, воспринимая небольшую часть пространства. При этом насекомое получает изображение окружающего мира в виде сложной мозаики из отдельных крохотных картинок (рис. 186). Общее количество омматидиев в сложном глазу у разных видов широко варьирует. Например, у муравья

Рис. 186. *Схема, поясняющая мозаичное зрение насекомых. Слева наверху – голова насекомого со сложными глазами (по А. А. Яхонтову)*

их 8 – 9, у комнатной мухи – около 4000, а у стрекоз – до 28 000 в каждом глазе. Этот показатель зависит от того, насколько важно зрение для данного вида. Понятно, что для стрекозы, которая разыскивает своих жертв с помощью зрения, более четкое изображение внешних объектов гораздо важнее, чем для муравья, много времени находящегося в темном муравейнике, где более важны другие органы чувств. Число омматидиев в сложном глазе может быть различным даже у самцов и самок одного вида. Например, рабочие пчелы, которые значительную часть времени находятся в поисках нектара, имеют в каждом глазе по 4000 – 5000 омматидиев в каждом глазе. Тогда как у матки, постоянно находящейся в темном улье, число омматидиев заметно меньше: по 3000 – 4000 в каждом глазе. У трутней омматидиев больше: 7000 – 8000, но следует учитывать, что осенью трутни изгоняются из улья и до своей гибели живут вне его, поэтому зрение в этот период для них особенно важно.

Глаза насекомых не способны настраиваться на разноудаленные предметы, поскольку у них отсутствует система аккомодации, поэтому зрение многих насекомых относительно не четкое.

Способность воспринимать цвета у разных видов насекомых также неодинакова. Установлено, что насекомые способны воспринимать коротковолновый свет (даже ультрафиолетовый), но не воспринимают длинноволновый (см. том 2, рис. 229).

Половая система у насекомых всегда раздельнополая. У многих видов насекомых выражен половой диморфизм, проявляющийся в неодинаковых размерах тела, крыльев или каких-либо придатков (например, длинные усики самцов жука-дровосека или жвалы самца жука-оленя) и т.п. Мужская половая система образована парными семенниками, которые часто разделены на многочисленные дольки, расположенные на проксимальной части семяпроводов (рис. 187). Довольно длинные семяпроводы объединяются в непарный семяизвергательный

канал, часто перед этим семяпроводы имеют местное расширение – семенные пузырьки, в которые впадают придаточные (или дополнительные) железы. Затем семяизвергательный канал проходит через совокупительный орган, который открывается в небольшом впячивании стенки тела – клоаке, куда открывается также анальное отверстие.

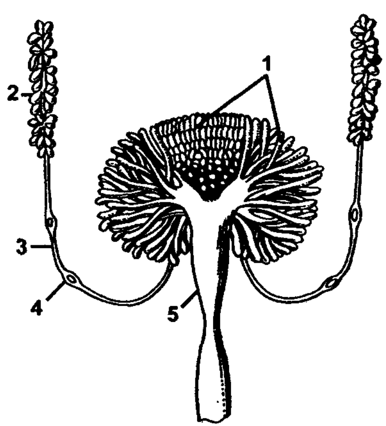


Рис. 187. *Строение мужской половой системы черного таракана:*
1 – придаточные железы; 2 – семенник; 3 – семяпровод; 4 – его раздвоение; 5 – семяизвергательный канал (из Майаль и Денни)

Женская половая система состоит из парных яичников и половых путей. Строение яичников у разных видов имеет свои особенности, но в общей схеме состоят из большого числа яйцевых трубок (или яйцевых нитей), которые часто заканчиваются концевой нитью (рис. 188). Дистальный конец каждой из трубок заканчивается слепо. Здесь находится зародышевая камера с оогониями. Далее ширина яйцевой трубки постепенно увеличивается, в ней уже находятся ооциты, которые располагаются в отдельных яйцевых камерах, будучи окруженными питающими их фолликулярными клетками. Постепенно образуется оболочка яйца (также за счет фолликулярных клеток). Все яйцевые трубки

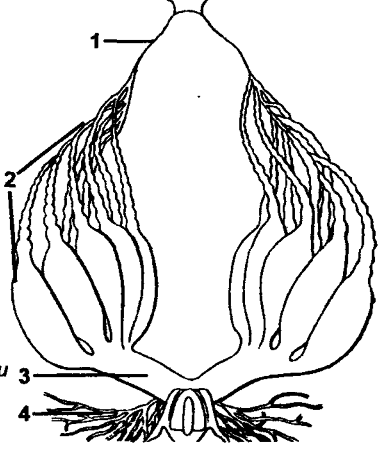


Рис. 188. *Женская половая система черного таракана:*
1 – концевая нить; 2 – яйцевые нити яичника; 3 – яйцевод; 4 – придаточные железы (из Майаль и Денни)

Рис. 189. *Наездник талесса (Thalessa lunator), откладывающая яйцо в личинку рогохвоста, вредителя древесных пород (из Гилярова)*

открываются в парный яйцевод. Затем оба яйцевода сливаются, образуя непарную трубку (иногда ее называют маткой), которая продолжается во влагалище. Во влагалище также открывается мешковидный семяприемник, служащий для хранения спермы после спаривания, причем у некоторых насекомых сперма может сохраняться очень долго. Так, например, матка пчел, которая спаривается один раз, всю жизнь – около пяти лет – откладывает оплодотворенные яйца. У насекомых, откладывающих яйца в древесину (рис. 189) или в другие твердые структуры, имеется яйцеклад, который, по-видимому, представляет собой видоизмененные брюшные конечности.

Чаще всего самка откладывает яйца по очереди, но у тараканов еще в половых путях самки группа яиц склеивается, образуя кокон. Количество яиц, отложенных в течение жизни, может быть очень большим, например, пчелиная матка откладывает до двух-трех тысяч яиц в день, а в течение всей жизни – до полутора миллионов. Еще более плодовитой является царица термитов, которая живет до десяти лет, откладывая в сутки до 30 000 яиц!

Размножение насекомых осуществляется только половым путем, однако не всегда личинка развивается из оплодотворенного яйца, например, у общественных насекомых (пчел, муравьев и др.) из оплодотворенных яиц развиваются только самки, тогда как мужские особи – из неоплодотворенных. У некоторых насекомых (например, тлей) самцы вообще не найдены и вся популяция представлена самками, размножающимися партеногенезом.

Развитие насекомых может быть прямым или непрямым, т.е. осуществляться либо с метаморфозом, либо без него. Развитие без метаморфоза (его также называют развитием с неполным метаморфозом, или превращением, а также гемиметаболическим) проходит без стадии куколки. При этом из яйца выходит личинка – нимфа, внешне похожая на имаго, но с некоторыми особенностями. Например, обычно не развиты крылья, половые органы и др. Личинка питается, периодически линяет и быстро растет, причем с каждой последующей линькой ее строение все больше соответствует строению взрослой особи. Гемиметаболический тип развития характерен для относительно примитивных открыточелюстных насекомых (тараканов, полужесткокрылых, прямокрылых).

Развитие с полным метаморфозом (полным превращением, или голометаболическое) представляет собой непрямое развитие. При этом из яйца выходит личинка, по строению совершенно непохожая на взрослую особь. Обычно такие личинки имеют большее количество сегментов, чем взрослая особь (имаго), иное количество конечностей (например, у гусениц имеются брюшные ноги, а у бабочек их нет, у личинки мух конечности отсутствуют вообще), другой тип питания и, соответственно, иное строение ротового аппарата (например, у гусениц – грызущий, а у бабочек – сосущий с хоботком). Органы чувств у личинки развиты хуже, она, в основном, использует осязание, а зрение и обоняние, которые являются основными органами чувств у имаго, почти нет. Может различаться даже образ жизни, например, личинка овода является эндопаразитом крупных позвоночных (в том числе и домашних), а свободноживущие взрослые особи даже не имеют функционирующего ротового аппарата и не питаются.

Личинка активно питается, при этом значительно увеличивает свои размеры и массу (например, после выхода из яйца вес гусеницы тутового шелкопряда за 22 – 30 дней возрастает в 8 – 10 тысяч раз). Как

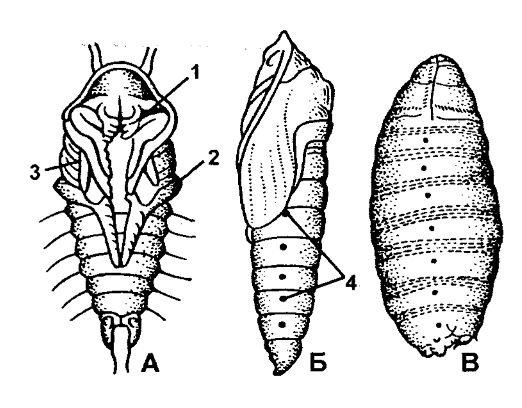


Рис. 190. *Куколки насекомых:*
А – свободная куколка жука; Б – покрытая куколка бабочки; В – бочонковидная куколка мухи; 1 – антенна; 2 – нога; 3 – зачатки крыльев; 4 – стигмы (из Вебера)

и положено членистоногим, рост личинки сопровождается линьками. После личиночной стадии у насекомых с полным метаморфозом следует стадия куколки. Эта стадия сопровождается полным или почти полным покоем, при этом животное не питается и все жизненные процессы осуществляются за счет накопленных веществ. Куколки некоторых насекомых способны изгибаться, такие куколки называются *свободными*, если четко выделяются зачатки крыльев и конечностей, или *покрытыми*, если зачатки видны, но не выделяются (рис. 190). У других насекомых (например, у комнатных мух) куколки вообще не способны совершать никаких движений.

В куколке происходит полная перестройка внутренней организации, охватывающая практически все органы, за исключением нервной системы. Вначале ткани подвергаются деструкции, превращаясь в бесформенную полужидкую массу. Затем в определенных местах формируются имагинальные диски, вокруг которых происходит дифференциация клеток в новые ткани, из которых образуются органы. После того как все органы заново сформируются, оболочка куколки лопается и из нее выходит взрослое насекомое.

Метаморфоз насекомых управляется гормонами. Вначале нейроэндокриноциты мозга синтезируют активационный гормон, который по их аксонам сначала транспортируется в кардиальные тела, где после этого выделяется проторакотропный гормон (ПТТГ). Этот гормон поступает

в гемолимфу и стимулирует синтез проторакальными железами стероидного гормона экдизона (его еще называют линочным гормоном), который воздействует на клетки гиподермы, стимулируя их выделять ферменты, растворяющие старую кутикулу. Дальнейшее увеличение концентрации экдизона в гемолимфе ведет к образованию новой кутикулы.

Характер линьки определяется ювенильным гормоном, который синтезируется прилежащими телами. Высокое содержание этого гормона подавляет метаморфоз, однако он не влияет на прохождение линьки, поэтому личинка может расти и периодически линять, не вступая при этом в стадию куколки. Однако в ходе последней личиночной линьки активность прилежащих тел падает, соответственно, снижается и уровень ювенильного гормона. Тогда личинка окукливается. У насекомых с гемиметаболическим развитием прекращение синтеза ювенильного гормона наступает перед последней линькой личинки, когда она переходит во взрослое состояние (имаго). Если личинкам вводить ювенильный гормон или подсаживать функционирующие прилежащие тела, можно искусственно отдалить окукливание. При этом личинка продолжает линять и, соответственно, увеличиваться, достигая небывало крупных размеров.

Развитие с полным метаморфозом характерно для наиболее высокоорганизованных насекомых (двукрылых, перепончатокрылых, чешуекрылых, жесткокрылых) и является весьма полезным, т.к. позволяет разделить экологические ниши между взрослыми особями и личинками, что автоматически исключает конкуренцию между ними.

Таким образом, в общем виде онтогенез насекомого с полным метаморфозом представляет собой чередование следующих стадий: яйцо → личинка → куколка → имаго. У насекомого без метаморфоза: яйцо → личинка → куколка → имаго (рис. 191).

Все виды насекомых разделены (примерно) на 40 отрядов, наиболее важные из них показаны на рис. 192.

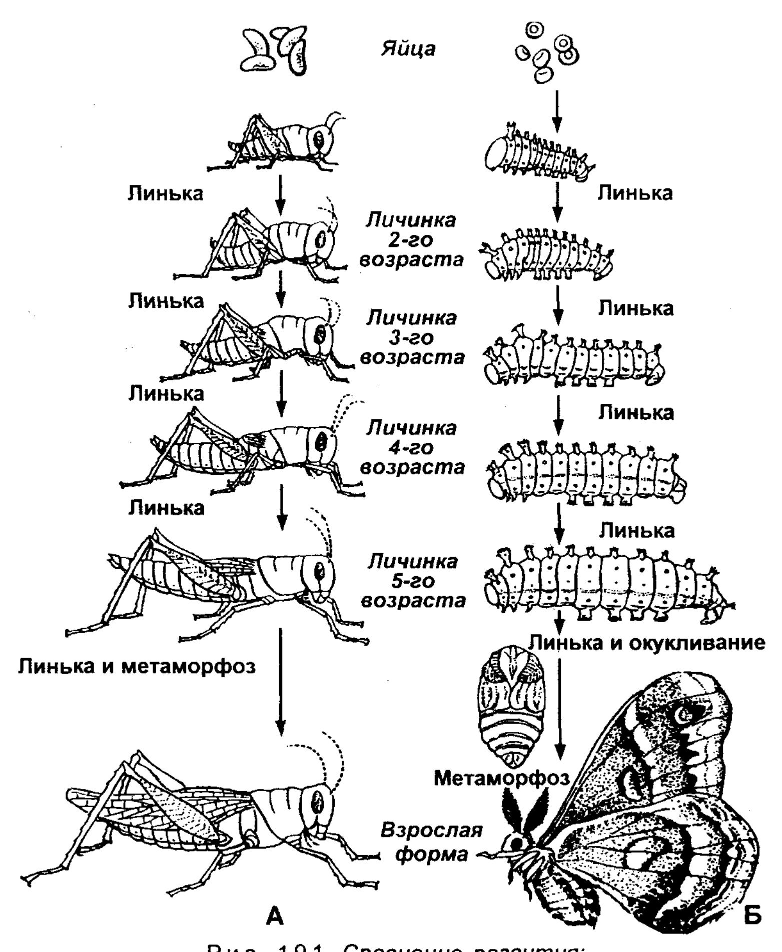


Рис. 191. *Сравнение развития:*
А – насекомого с неполным превращением – кузнечика; Б – насекомого с полным превращением – бабочки Platysamia cecropia (по К. Вилли и соавт.)

Значение насекомых в природных сообществах очень велико. Обладая великолепной приспособляемостью, они заняли самые разнообразные экологические ниши и участвуют во многих биологических процессах. Многие виды способны быстро размножаться и образовывать колоссальную биомассу, что делает их незаменимым источником пищи для более крупных животных (рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих). Не менее

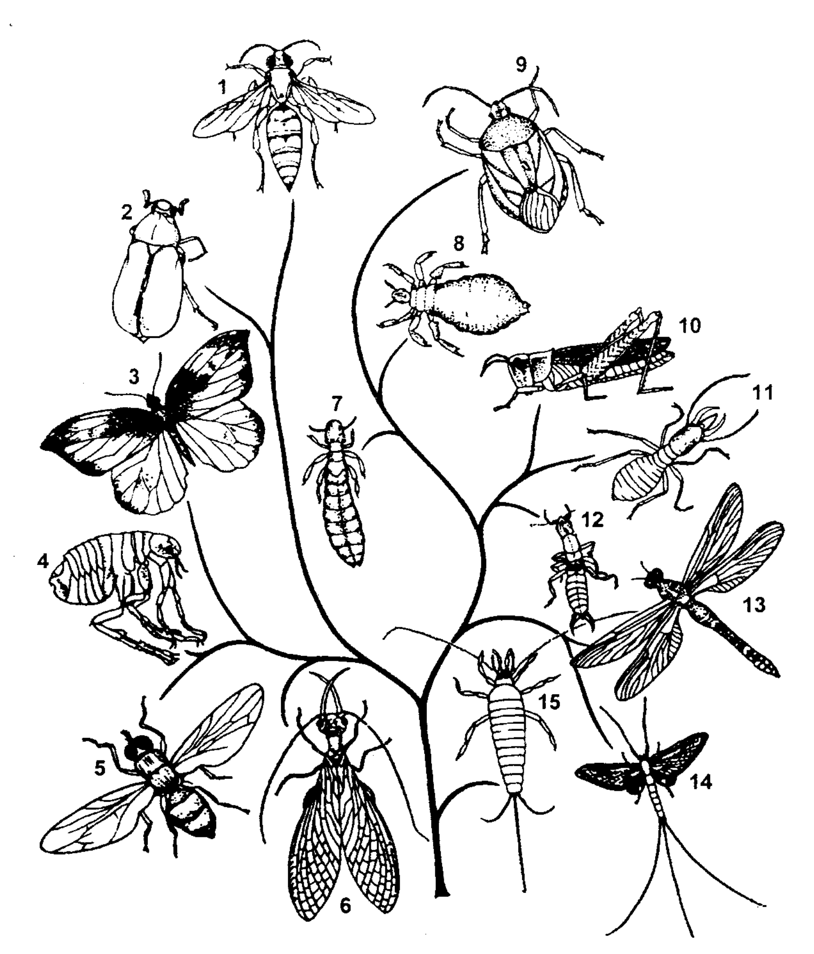


Рис. 192. *Представители важнейших отрядов насекомых:*
1 – перепончатокрылые (Hymenoptera); 2 – жесткокрылые, или жуки (Coleoptera); 3 – чешуекрылые, или бабочки (Lepidoptera); 4 – блохи (Aphaniptera); 5 – двукрылые (Diptera); 6 – неуроптера (Neuroptera – муравьиный лев); 7 – пухоеды (Mallophaga); 8 – вши (Anoplura); 9 – полужесткокрылые, или клопы (Hemiptera); 10 – прямокрылые (Orthoptera); 11 – термиты (Isoptera); 12 – уховертки (Dermaptera); 13 – стрекозы (Odonata); 14 – поденки (Ephemeroptera); 15 – щетинкохвостые (Thysanura) (по К. Вилли и соавт.)

важно участие насекомых-опылителей в жизни растений. Многие виды растений на протяжении тысячелетий совместного с насекомыми обитания выработали адаптации к конкретным насекомым-опылителям (которые могут быть очень тонкими) и не способны

опыляться другими (например, клевер опыляется в основном шмелями, у которых длинный хоботок).

Насекомые утилизируют остатки растений и погибших животных, выполняя тем самым роль санитаров. Многие виды живут в почве, при этом активно участвуют в ее образовании и улучшают структуру.

Многие насекомые являются хищниками, причем нападают они не только на мелких, но и на относительно крупных животных. Например, южноамериканские кочующие муравьи эситоны или южноафриканские дорилины перемещаются огромными массами, сметая на пути все живое. Растительноядные насекомые и их личинки (например, личинки жуков или гусеницы бабочек) могут сильно повреждать различные органы растений, иногда приводя их к гибели.

Весьма значительна роль насекомых в хозяйственной деятельности человека. Некоторые виды человек одомашнил, например медоносную пчелу или тутового шелкопряда. Во многих странах (например, в Юго-Восточной Азии) насекомых широко употребляют в пищу, их мясо очень богато белком и другими полезными веществами.

Однако многие насекомые являются вредителями сельскохозяйственных культур и приводят к существенным убыткам. Например, огромные стаи саранчи уничтожают на своем пути всю растительность. Борьба с ними также обходится дорого, а использование ядовитых веществ в большей степени губит окружающую среду, чем самих вредителей. Вырабатываются методы биологической борьбы, для чего используют других насекомых, которые уничтожают вредителей (например, наездников, которые откладывают яйца в тело вредителя и личинки в последующем паразитируют на нем).

Многие насекомые являются паразитами человека, например слепни, песчаные мухи, комары, блохи, вши и др. Часто насекомые переносят возбудителей заболеваний, например домашняя муха и муха це-це (она к тому же и кровосос), тараканы и многие другие.

Подтип Хелицеровые (Chelicerata)

Для представителей этого подтипа характерно слияние головных и грудных сегментов, в результате чего образуется единая головогрудь, состоящая из семи слившихся сегментов (седьмой обычно при этом редуцируется, но не у всех). Головогрудь несет шесть пар конечностей, из них первая пара видоизменилась в хелицеры, которыми животное прокалывает и разрывает добычу. Хелицеры являются гомологами антенн, поскольку развились из первой пары параподиальных ножек. Вторая пара конечностей (она является гомологами мандибул раков) видоизменилась в педипальпы, служащие для удерживания и манипулирования пищей, а также несет чувствительные структуры. Остальные четыре пары конечностей являются ходильными ногами. Придатки акрона – антеннулы (усики) – у хелицеровых отсутствуют. Брюшные конечности у них чаще всего видоизменяются в легкие и паутинные бородавки.

Большинство современных форм ведут наземный образ жизни, однако предки современных видов были водными животными.

Подтип хелицеровых подразделяется на три подтипа: мечехвосты, ракоскорпионы, или гигантские щитни (полностью вымершая группа, известна лишь по ископаемым остаткам), и паукообразные. Ниже мы подробно рассмотрим только наиболее высокоорганизованный класс паукообразных.

Класс Паукообразные (Arachnida)

В этот класс входят более 36 000 видов наиболее высокоорганизованных хелицеровых. Все они ведут наземный или вторично водный образ жизни, при этом дышат только атмосферным воздухом с помощью трахей или легких. Подавляющее большинство паукообразных являются хищниками, лишь немногие виды питаются растительной пищей. Часть видов являются паразитами, причем некоторые из них представляют

значительный интерес для паразитологов, поскольку являются возбудителями заболеваний (например, чесоточный зудень – возбудитель чесотки) или переносчиками возбудителей опасных болезней (например, некоторые клещи являются переносчиками вируса энцефалита). Обычно паукообразные ведут одиночный образ жизни, однако известны виды пауков, образующие крупные (до 10 000 особей) колонии. Многие виды паукообразных обладают сильнейшим ядом, поэтому их укус может быть очень опасным, в том числе и для человека.

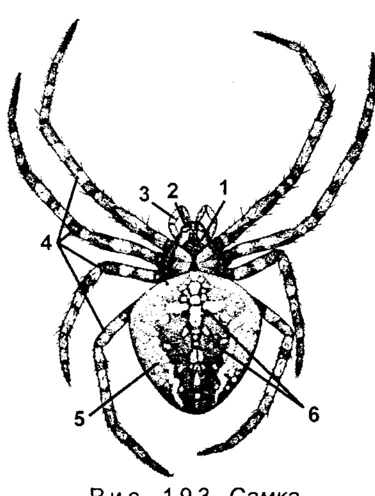


Рис. 193. *Самка паука-крестовика (Araneus diadematus). Вид со спинной стороны: 1 – головогрудь; 2 – хелицеры; 3 – педипальпы; 4 – ходные ноги; 5 – брюшко; 6 – хитинизированные площадки (по А. В. Иванову)*

Внешнее строение. Тело паукообразных расчленено на головогрудь и брюшко (рис. 193). Головогрудь состоит из семи слившихся сегментов (VII сегмент редуцирован). У пауков VII сегмент преобразуется в узкий и короткий стебелек, соединяющий головогрудь и брюшко. Однако у более примитивных форм сольпуг (к ним относятся, например, фаланги – рис. 194) головогрудь частично сохраняет

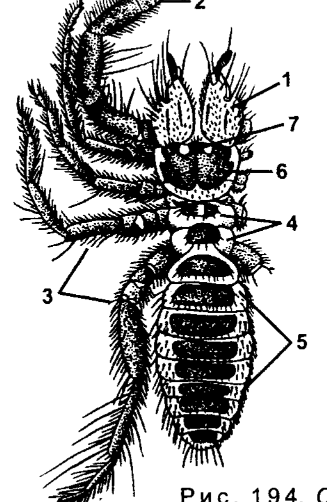


Рис. 194. *Сольпуга (Galeodes araneoides), самец: 1 – хелицера; 2 – педипальпа; 3 – ходные ноги; 4 – задние сегменты груди, свободные или еще не утратившие своих границ; 5 – брюшко; 6 – головогрудь; 7 – глаза (по Лессеру)*

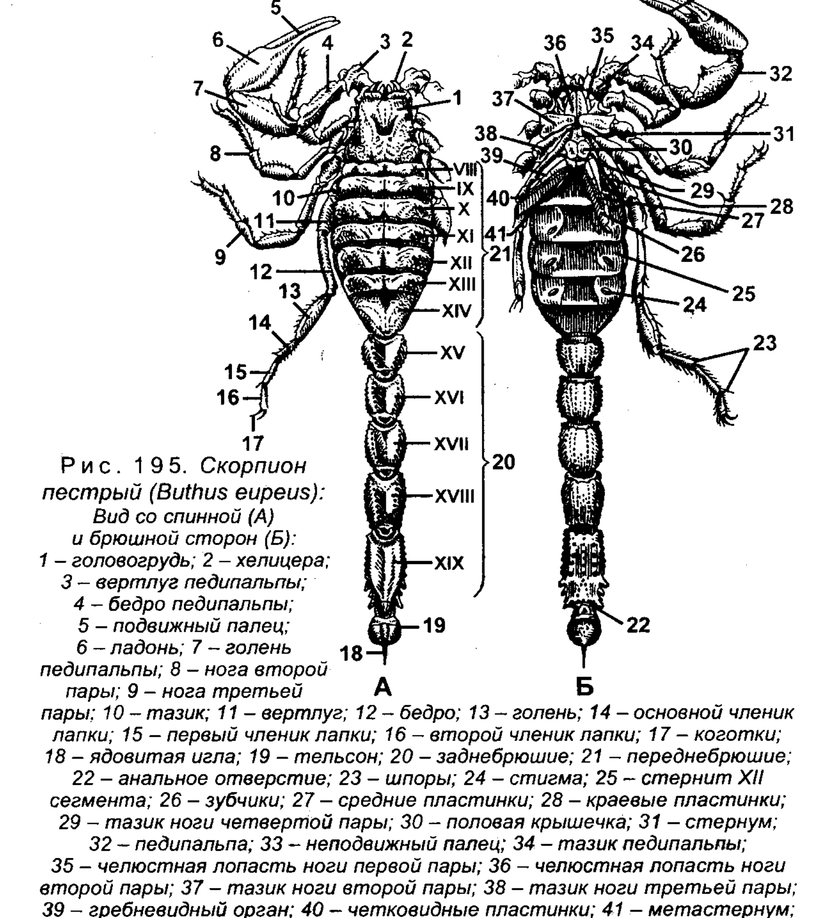


Рис. 195. *Скорпион пестрый (Buthus eupeus): Вид со спинной (А) и брюшной сторон (Б): 1 – головогрудь; 2 – хелицера; 3 – вертлуг педипальпы; 4 – бедро педипальпы; 5 – подвижный палец; 6 – ладонь; 7 – голень педипальпы; 8 – нога второй пары; 9 – нога третьей пары; 10 – тазик; 11 – вертлуг; 12 – бедро; 13 – голень; 14 – основной членик лапки; 15 – первый членик лапки; 16 – второй членик лапки; 17 – коготки; 18 – ядовитая игла; 19 – тельсон; 20 – заднебрюшие; 21 – переднебрюшие; 22 – анальное отверстие; 23 – шпоры; 24 – стигма; 25 – стернит XII сегмента; 26 – зубчики; 27 – средние пластинки; 28 – краевые пластинки; 29 – тазик ноги четвертой пары; 30 – половая крышечка; 31 – стернум; 32 – педипальпа; 33 – неподвижный палец; 34 – тазик педипальпы; 35 – челюстная лопасть ноги первой пары; 36 – челюстная лопасть ноги второй пары; 37 – тазик ноги второй пары; 38 – тазик ноги третьей пары; 39 – гребневидный орган; 40 – четковидные пластинки; 41 – метастернум; VIII – XIX – сегменты туловища (по А. А. Бялыницкому-Бируле)*

членистость – у них полностью сливаются только первые четыре сегмента, а последующие два остаются подвижными. Членистое брюшко имеют те же сольпуги и скорпионы (рис. 195), причем у последних брюшко заканчивается тельсоном, несущим ядовитую иглу. У многих клещей все сегменты тела сливаются, и оно вообще не расчленено (рис. 196).

Как и у всех хелицеровых, головогрудь паукообразных имеет шесть пар конечностей, из которых две

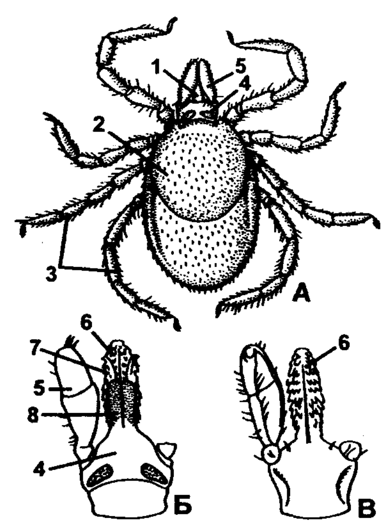


Рис. 196. *Собачий клещ (Ixodes ricinus):*
А – самка, вид со спинной стороны; Б – ротовые органы со спинной стороны; В – то же, с брюшной стороны; 1 – хоботок; 2 – туловище; 3 – ходные ноги; 4 – основание хоботка; 5 – педипальпа; 6 – гипостом, вырост основания хоботка; 7 – хелицеры; 8 – кроющие пластинки (из Догеля)

передние участвуют в захвате, удержании и измельчении пищи, а четыре задние пары являются ходильными ногами. На головогруди также находятся ротовое отверстие и глаза.

Первая пара конечностей представлена *хелицерами*, которые обычно состоят из трех, реже двух члеников, причем дистальный может отгибаться вперед. У пауков на когтевидном дистальном членике открывается проток ядовитой железы. С помощью хелицер пауки умерщвляют свою добычу (прокалывают ее покровы и впускают яд), а также обороняются.

Вторая пара конечностей – педипальпы – значительно длиннее хелицер и внешне напоминает ходильные (но короче их). Педипальпы состоят из большего, чем хелицеры, количества члеников (например, у самки паука-крестовика их шесть), причем последние густо покрыты чувствительными волосками. С помощью педипальп пауки разминают или разрывают пищу, у некоторых форм (например, скорпионов) педипальпы разрастаются и становятся мощными клешнями, которыми животное хватает свою добычу (см. рис. 195). У самцов пауков педипальпы используются при совокуплении.

Четыре пары ходильных ног имеют одинаковое строение, они образованы шестью-семью члениками и заканчиваются коготком. У пауков третья пара ног короче остальных (см. рис. 193).

На брюшке выраженные конечности отсутствуют, хотя в эмбриональном периоде у многих видов имеются

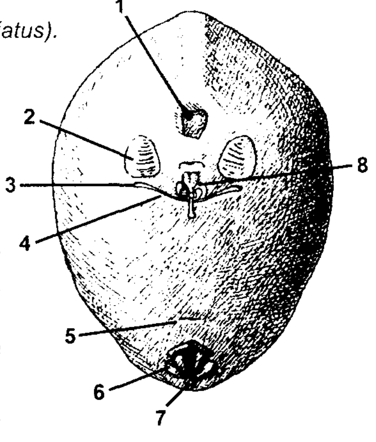


Рис. 197. *Брюшко самки паука-крестовика (Araneus diadeniatus). Вид снизу:*
1 – место прикрепления стебелька; 2 – легочная крышечка; 3 – стигма правого легкого; 4 – эпигастральная бороздка; 5 – стигма трахей; 6 – паутиновые бородавки; 7 – анальный бугорок; 8 – эпигина (по Кастнеру)

их зачатки. Однако видоизмененные конечности на брюшке все же имеются. К ним относятся паутинные бородавки и легочные мешки (у тех видов, у которых они есть, например скорпионов). Видоизмененными конечностями также являются половые крышечки на I и гребенчатые органы на II сегментах брюшка у скорпионов (см. рис. 195).

На брюшке имеются наружные отверстия органов дыхания – легочных мешков и трахей, а также анальное и половое отверстия (рис. 197). Паутинные бородавки паука-крестовика расположены на нижней поверхности заднего конца тела между анальным бугорком (у его основания находится анальное отверстие) сзади и непарной стигмой трахей спереди. Несмотря на то что у пауков три пары бородавок, только передние и задние представляют собой отдельные измененные конечности, соответственно, X и XI брюшных сегментов. Внутренние бородавки меньше по размеру и происходят от задней

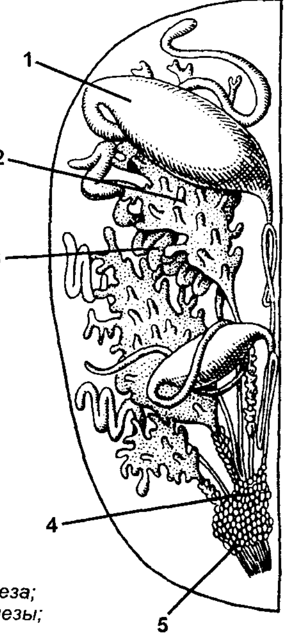
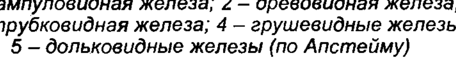


Рис. 198. *Паутиновые железы паука-крестовика с левой стороны:*

1 – ампуловидная железа; 2 – древовидная железа; 3 – трубковидная железа; 4 – грушевидные железы; 5 – дольковидные железы (по Апстейму)

пары бородавок, от которых они отделяются в период эмбрионального развития.

Паутинные железы находятся в брюшке. Общее их количество очень велико, например, у самки паука-крестовика насчитывается около 600 желез. У пауков различают пять типов желез (рис. 198). Мелкие *дольковидные* железы собраны в четыре пучка, которые по одному открываются на внутренних и задних бородавках (напоминаем, что эмбрионально внутренние и средние бородавки происходят из одного зачатка). *Грушевидные* железы, похожие на дольковидные, но не тождественные им, образуют два пучка, каждый из которых открывается на передних бородавках. *Трубковидные* железы имеются только у самок, они более крупные и малочисленные (три пары), выделяемая паутина идет на образование кокона, открываются на задних и внутренних бородавках. *Ампуловидные* железы являются самыми большими и малочисленными (только две пары), открываются на передних и задних бородавках. Три пары *древовидных* бородавок сильно ветвятся, причем самые мелкие задние открываются на задних бородавках. Протоки мелких паутинных желез продолжаются в паутиновые трубочки, которые открываются отверстиями на поверхности конечного членика бородавки на паутиновом поле. Общее количество паутиновых трубочек во всех бородавках у паука-крестовика доходит до 600. Протоки 16 крупных желез открываются на паутиновых конусах.

Густой секрет, выделяемый паутинными железами, быстро застывает на воздухе и превращается в нити паутины. Каждая из пар бородавок выделяет определенный тип паутины, но затем мелкие нити соединяются в одну более или менее толстую нить, в зависимости от числа функционирующих в тот момент бородавок. Нить может быть гладкой и очень прочной, более тонкой, но липкой или особенно тонкой, идущей на образование коконов. Установлено, что самые толстые и прочные нити каркаса паутины образуются из секрета ампуловидных желез. Грушевидные железы также выделяют прочные, но более тонкие нити, которыми

осевые нити каркаса прикрепляются к окружающим предметам. Липкую нить, расположенную по спирали, образуют дольковидные железы вместе с древовидными железами, которые выделяют клейкий секрет. Механическая прочность паутины очень высока — в несколько раз больше, чем шелковой нити. Пауки используют паутину не только для изготовления ловчих сетей, строение которых очень разнообразно и строго организовано, но и для построения стенок коконов, окружения пойманной жертвы, для передвижения. Кроме пауков, паутинные железы имеют также клещи.

Анатомия. Тело паукообразных покрыто хитинизированной кутикулой обычного строения, с наружным липопротеиновым слоем, защищающим от потери воды. Кутикулу выделяет гиподермальный эпителий, который лежит на базальной мембране. Упомянутые выше ядовитые и паутинные железы также являются производными кожи. На внутренней поверхности покровов тела имеются специальные структуры, служащие для прикрепления пучков скелетных мышц, которые (как и у всех других членистоногих) образованы поперечнополосатой мышечной тканью.

Внутренняя организация различных представителей класса паукообразных может широко варьировать. Рассмотрим строение систем внутренних органов на примере паука-крестовика (рис. 199).

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки, однако строение и физиология отдельных частей у разных видов неодинаковы. Передняя кишка паука подразделяется на глотку, пищевод и сосательный желудок, расположенные в головогруди. Ротовое отверстие ведет в широкую мускулистую глотку, расположенную вертикально. На спинной стороне она продолжается в тонкий пищевод, который позади головного мозга переходит в расширенную часть передней кишки – сосательный желудок. К его стенке прикрепляются хорошо развитые мышцы (см. рис. 199), сокращаясь, они растягивают желудок, из-за чего давление в его полости уменьшается и всасывается пища.

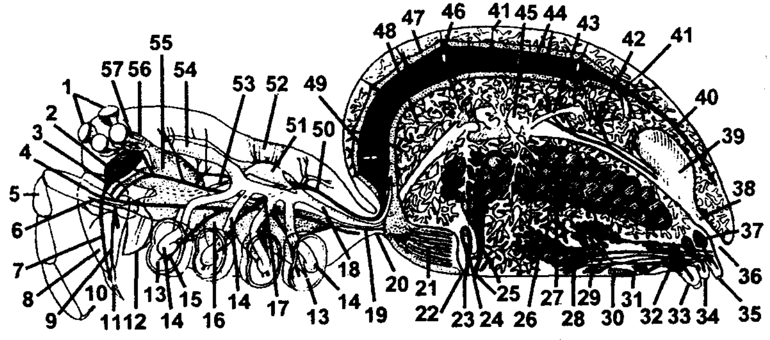


Рис. 199. *Схема организации паука-крестовика:*
1 – глаза; 2 – ядовитая железа; 3 – хелицеральный нерв; 4 – артерия педипальпы; 5 – педипальпа; 6 – нерв педипальпы; 7 – проток ядовитой железы; 8 – основной членик хелицеры; 9 – артерия хелицеры; 10 – коготок; 11 – когтевидный членик хелицеры; 12 – верхняя и нижняя губы; 13 – нерв ноги; 14 – боковые ветви желудочных выростов; 15 – артерия ноги; 16 – подглоточная нервная масса; 17 – перистомиальный проток; 18 – желудок; 19 – нервный ствол; 20 – стебелек; 21 – легкое; 22 – стигма легкого; 23 – отверстие семяприемника; 24 – семяприемник; 25 – матка и половое отверстие; 26 – древовидная железа; 27 – яичник; 28 – ампуловидная железа; 29 – трубковидная железа; 30 – трахеальное преддверие; 31 – стигма трахей; 32 – грушевидные железы; 33 – передняя паутиновая бородавка; 34 – внутренняя паутиновая бородавка; 35 – задняя паутиновая бородавка; 36 – анальное отверстие; 37 – дольковидные железы; 38 – задняя кишка; 39 – клоака; 40 – задняя аорта; 41 – эпикардиальные лигаменты; 42 – мальпигиевы сосуды; 43 – проток печени; 44 – сердце; 45 – расширение тонкой кишки; 46 – остие сердца; 47 – перикардий; 48 – разветвления печени; 49 – легочная вена; 50 – передняя аорта; 51 – сосательный желудок; 52 – мускулатура сосательного желудка; 53 – пищевод; 54 – вырост желудка; 55 – головной мозг; 56 – зрительные нервы; 57 – глазная артерия (по Комстоку)

Поскольку передняя кишка имеет эктодермальное происхождение, все перечисленные отделы выстланы кутикулой. В глотку открываются протоки слюнных желез, их секреты содержат сильнодействующие ферменты. При укусе эти ферменты вводятся в тело жертвы и растворяют ее ткани до полужидкого состояния. Прождав некоторое время, паук высасывает полупереваренную кашицу, оставляя от жертвы лишь пустую оболочку. Таким образом, пищеварение у паука частично происходит вне его организма.

Средняя кишка дифференцирована на желудок (не путать с сосательным желудком!), расположенный в головогруди, и тонкую кишку, которая находится в брюшке. Объем желудка, выстланного железистым эпителием, небольшой, но это компенсируется парой боковых

выростов, от каждого из которых отходит по четыре ветви. От желудка отходит тонкая кишка, которая лежит в полости брюшка, будучи окруженной разветвлениями печени. Печень играет главную роль в переработке и усвоении пищи. Она вырабатывает пищеварительные ферменты, необходимые для полостного расщепления углеводов, белков и жиров, кроме того, ее клетки фагоцитируют и расщепляют мелкие частички пищи. Протоки печени впадают в тонкую кишку.

Далее кишка открывается в мешковидное расширение – клоаку, которая кзади переходит в очень короткую заднюю кишку, та, в свою очередь, заканчивается анальным отверстием. Напомним, что средняя кишка имеет энтодермальное происхождение, а задняя, как и передняя, – эктодермальное и также выстлана кутикулой.

Дыхательная система паукообразных представлена легочными мешками (легкими) и (или) трахеями. Легочные мешки являются более примитивными структурами. Считается, что они произошли в результате видоизменения брюшных конечностей в процессе освоения наземного образа жизни предками паукообразных, при этом конечность впятилась в брюшко. Легочный мешок у современных паукообразных представляет собой углубление в теле, его стенки образуют многочисленные листовидные пластинки с обширными лакунами, заполненными гемолимфой. Через тонкие стенки пластинок происходит газообмен между гемолимфой и воздухом, поступающим в легочный мешок через отверстия дыхалец, расположенных на брюшке (см. рис. 195). Легочное дыхание имеется у скорпионов (четыре пары легочных мешков), жгутоногих (одна или две пары) и низкоорганизованных пауков (одна пара).

У лжескорпионов, сенокосцев, сольпуг и некоторых клещей органами дыхания служат трахеи, а у большинства пауков (кроме самых примитивных) одновременно имеются и легкие (сохраняется одна – передняя пара) и трахеи. Трахеи представляют собой тонкие ветвящиеся (у сенокосцев) или неветвящиеся (у лжескорпионов и клещей) трубочки (рис. 200). Они пронизывают внутри тело животного и открываются наружу отверстиями стигм

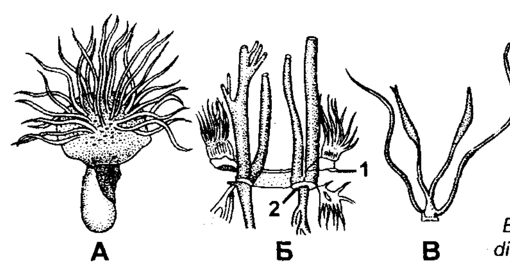


Рис. 200. *Трахеи паукообразных:* *А – трахеи второй пары Chelifer cancroides; Б – трахеи паука Nops coccineus – две пары трахейных пучков с соответствующими стигмами (1 и 2); В – трахеи паука Araneus diadematus (из В. А. Догеля)*

на первых сегментах брюшка (у большинства форм) или на I сегменте груди (у сольпуг). Трахеи лучше приспособлены к воздушному газообмену, чем легкие.

У некоторых мелких клещей специализированные органы дыхания отсутствуют, у них газообмен осуществляется, как и у примитивных беспозвоночных, через всю поверхность тела.

Кровеносная система представлена сердцем и сосудами. Как и у всех членистоногих, кровеносная система паукообразных незамкнутая, поэтому часть пути гемолимфа проходит по синусам полости тела. Степень развития этой системы зависит от дыхательной системы: у форм с исключительно легочным дыханием она организована сложнее, у трахейных – проще. Это объясняется тем, что трахеи выполняют часть функций кровеносной системы, обеспечивая газообмен в тканях, тогда как гемолимфа только распределяет питательные вещества, участвует в выделении и обеспечивает гуморальную регуляцию функции. Наиболее простое кровообращение у клещей, у части из них кровеносная система отсутствует.

Сердце расположено в передней части брюшка над кишечником и окружено перикардием. Оно имеет вид длинной (у скорпионов) или короткой (у пауков) трубки с отверстиями (остиями) в боковых стенках (рис. 201). От сердца отходят сосуды: передняя и задняя аорты, а также боковые артерии. Количество отходящих сосудов варьирует у разных видов. Из артерий гемолимфа изливается в полость тела, протекает по расположенным между внутренними органами лакунам, разнося питательные и биологически активные вещества, после чего возвращается в полость перикардия и через остии затекает в сердце.

У многих паукообразных гемолимфа бесцветна, но у части видов может содержать пигменты, например гемоцианин. Следовательно, частично кровеносная система все-таки участвует в тканевом газообмене.

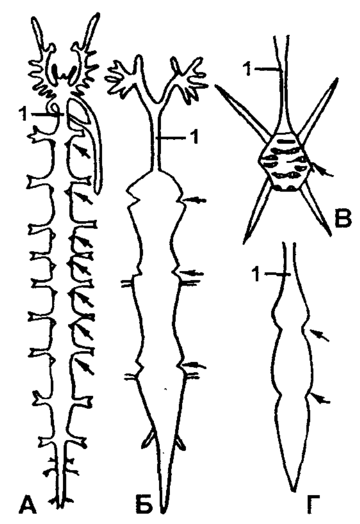


Рис. 201. *Строение сердца паукообразных:*
А – скорпион; Б – паук; В – клещ; Г – сенокосец; 1 – аорта. Стрелками показаны остии (из Ланга)

Выделительная система представлена мальпигиевыми сосудами, коксальными железами и некоторыми специализированными выделительными клетками. Мальпигиевы сосуды у паукообразных отходят от средней кишки, т.е. они энтодермального происхождения (напомним, что у многоножек и насекомых эти структуры образуются из задней кишки). Сосуды чаще всего ветвятся, основным продуктом выделения является малорастворимый гуанин, что уменьшает потерю воды. Гуанин также выделяется клетками клоаки. Выделяемые вещества поступают в полость кишечника и выводятся из организма через анальное отверстие.

Коксальные железы представляют собой видоизмененные целомодукты (протоки, соединяющие вторичную полость тела с внешней средой). В состав железы входит мешочек (он соответствует воронке нефридия, но лишен отверстия) и отходящий от него извитой каналец, который заканчивается выводным протоком с расширением (мочевым пузырем). Наружные отверстия желез находятся у основания третьей или пятой пары ходильных ног. Коксальные железы хорошо развиты только у совсем молодых особей, с возрастом они более или менее редуцируются. Обычно имеются одна или две пары желез.

Кроме оформленных структур, функцию выделения выполняют также отдельные клетки. Например,

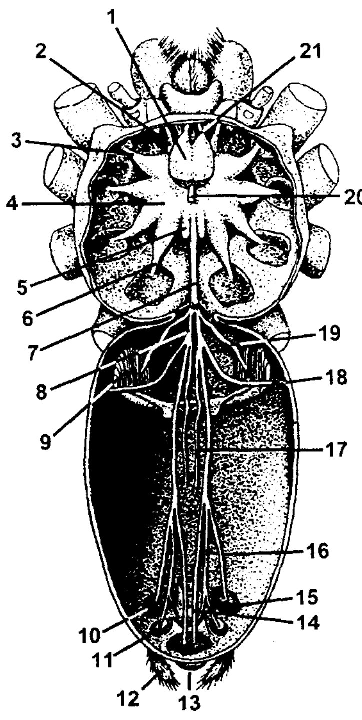


Рис. 202. *Нервная система паука (Tegenaria):*
1 – головной мозг; 2 – педипальпальный нерв; 3 – нерв ноги первой пары; 4 – головогрудная часть подглоточной нервной массы; 5 – абдоминальная часть подглоточной нервной массы; 6 – нерв ноги четвертой пары; 7 – брюшной нервный ствол; 8 – ветвь брюшного нервного ствола; 9 – легкое; 10 – основание передней паутиновой бородавки; 11 – основание задней паутиновой бородавки; 12 – задняя паутиновая бородавка; 13 – анальный бугорок; 14 – нерв XII сегмента; 15 – нерв задней и внутренней бородавки; 16 – нерв передней бородавки; 17 – нерв IX сегмента; 18 и 19 – нервы VIII сегмента; 20 – пищевод; 21 – зрительный нерв (по Кёстнеру)

у пауков на поверхности печени имеются скопления гуаниновых клеток. Они накапливают в цитоплазме гранулы гуанина, которые постепенно выходят в полость печеночных протоков, по ним перемещаются в полость кишечника и затем выводятся из организма. Очень крупные клетки — *нефроциты*, которые имеются в нижней части груди, также выделяют гуанин.

Нервная система паукообразных отличается разнообразием строения. Общий план ее организации соответствует брюшной нервной цепочки, однако имеется ряд особенностей. В головном мозге отсутствует дейтоцеребрум, что связано с редукцией придатков акрона – антеннул, которые иннервируются этим отделом мозга у ракообразных, многоножек и насекомых. Сохраняются передний и задний отделы головного мозга – протоцеребрум (иннервирует глаза) и тритоцеребрум (иннервирует хелицеры).

Ганглии брюшной нервной цепочки часто концетрируются, образуя более или менее выраженную ганглиозную массу (рис. 202). У сенокосцев и клещей все

ганглии сливаются, образуя кольцо вокруг пищевода, однако у скорпионов сохраняется выраженная брюшная цепочка ганглиев.

Органы чувств у паукообразных развиты по-разному. Наибольшее значение для пауков имеет осязание. Многочисленные осязательные волоски – трихоботрии – в большом количестве рассеяны по поверхности тела, особенно их много на педипальпах и ходильных ногах. Каждый волосок подвижно прикреплен ко дну специальной ямки в покровах и соединен с группой чувствительных клеток, которые находятся у его основания. Волосок воспринимает малейшие колебания воздуха или паутины, чутко реагируя на происходящее, при этом паук способен по интенсивности колебаний различать природу раздражающего фактора.

Органами химического чувства служат лировидные органы, которые представляют собой щели в покровах длиной 50 – 160 мкм, ведущие в углубление на поверхности тела, где находятся чувствительные клетки. Лировидные органы рассеяны по всему телу.

Органами зрения паукообразных являются простые глаза, количество которых у разных видов варьирует от 2 до 12. У пауков они расположены на головогрудном щите в виде двух дуг, а у скорпионов одна пара глаз располагается спереди и еще несколько пар — по бокам. Несмотря на значительное количество глаз, зрение у паукообразных слабое. В лучшем случае они способны более или менее отчетливо различать предметы на расстоянии не более 30 см, а большинство видов — и того меньше (например, скорпионы видят только на расстоянии несколько см). Для некоторых бродячих видов (например, пауков-скакунов) зрение более важно, поскольку с его помощью паук высматривает добычу и различает особей противоположного пола.

Половая система. Все паукообразные раздельнополые, часто выражен половой диморфизм (например, у большинства пауков самка намного крупнее самца). Организация половой системы у разных видов широко варьирует, половые органы могут быть парными или

непарными, причем нередко самцы по этому показателю отличаются от самок. Половые протоки всегда парные.

Мужская половая система паука-крестовика парная. Два семенника лежат в нижней части передней трети брюшка. Спереди они переходят в семяпроводы, которые открываются в непарный семенной мешок. Наружное половое отверстие, как и у всех паукообразных, находится на I сегменте брюшка. Совокупительным органом являются педипальпы самца, которые на своем конце имеют копулятивный придаток.

Женская половая система паука-крестовика представлена двумя яичниками, лежащими в брюшке под кишкой. Впереди яичники переходят в парные яйцеводы, а те, в свою очередь, сливаются, образуя непарную матку. С маткой сообщаются семяприемники, которые открываются наружу самостоятельными отверстиями.

Спаривание паукообразных часто сопровождается ритуальным поведением, которое может быть достаточно сложным. Особая сложность состоит в том, что более крупная самка может легко принять небольшого самца за свою добычу и соответствующим образом с ним поступить (нередко так и происходит, в связи с чем один из наиболее известных пауков назван каракуртом – черной вдовой). Поэтому мужские особи тщательно соблюдают «технику безопасности». Самцы пауков перед спариванием сооружают из паутины небольшой «гамак» и выдавливают на него сперму, затем паук погружает в каплю спермы свои педипальпы, и расположенный на них копулятивный придаток наполняется спермой. Затем самец вводит сперму в половые пути самки. У некоторых видов самец переносит сперматофор (пакет со спермой) при помощи хелицер. Намного проще все обстоит у лжескорпионов и некоторых клещей – самец попросту оставляет по пути сперматофор, а самка подбирает его и вводит в свои половые пути. У части видов сперма вводится в половые пути самки в процессе полового акта посредством копулятивных органов.

Развитие у большинства паукообразных прямое без личиночных стадий. Чаще всего эмбриональное

развитие проходит в яйце, откладываемом самкой. Для этого самки пауков плетут из паутины специальные коконы, куда помещают яйца. Скорпионы и некоторые другие паукообразные живородящи, у них эмбриональное развитие проходит в половых путях самки. Для некоторых видов характерна забота о потомстве, часто самка некоторое время носит выводок на своем теле.

Паразитологическое значение паукообразных очень велико. Некоторые из них (главным образом, представители отряда клещей) являются переносчиками ряда заболеваний или сами являются возбудителями заболевания.

Возбудителем чесотки является клещ *чесоточный зудень* (Sarcoptes scabiei), распространенный повсеместно.

Еще один возбудитель кожного заболевания – *железница угревая* – поселяется в волосяных сумках и сальных железах кожи человека, вызывая местное воспаление, которое сопровождается появлением на коже угрей.

Переносчиками заболеваний являются представители семейств иксодовых и аргасовых клещей, ведущие эктопаразитический образ жизни. Из иксодовых наиболее опасен таежный клещ (Ixodes persulcatus), который переносит вирус таежного или весенне-летнего энцефалита. Клещ обитает в таежных лесах восточнее Урала, Сибири и Дальнего Востока, встречается в некоторых местах Европейской части России.

Значение таежных клещей в переносе вирусного энцефалита выяснил **Е. Н. Павловский** в 30-х годах XX в., создатель учения об очаговости заболеваний, передающихся переносчиками (трансмиссивных заболеваний). Вирус энцефалита открыл **Л. А. Зильбер**.

Представители рода дермасентор (Dermacentor) переносят спирохет, вызывающих клещевой сыпной тиф (D. nuttalli), возбудителей туляремии (D. marginatus, D. pictus), а также энцефалита, риккетсиозов и бруцеллеза. Эти клещи обитают в лесах и степях Западной Сибири и Забайкалья. Собачий клещ (Ixodes ricinus), обитающий в лесных массивах Европейской части России, переносит возбудителей весенне-летнего энцефалита и туляремии.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Почему сегментация тела членистоногих является гетерономной?

2. Из каких отделов состоит тело членистоногих?

3. Какое строение имеет голова членистоногих?

4. Какое строение имеют покровы тела членистоногих? Почему покровы ограничивают рост тела?

5. Какое строение имеют конечности членистоногих?

6. Каковы особенности организации мышечной системы членистоногих?

7. Почему кровеносная система членистоногих незамкнута?

8. Как образуется полость тела членистоногих?

9. Как организована нервная система членистоногих?

10. На какие отделы расчленено тело ракообразных?

11. Какие функции выполняют конечности, расположенные на головогруди? Брюшке?

12. Какие особенности имеются у кутикулы ракообразных?

13. Как происходит газообмен у ракообразных?

14. Какие органы чувств имеют ракообразные?

15. Как происходит размножение ракообразных?

16. Из каких отделов состоит тело насекомых?

17. Какие типы ротового аппарата насекомых Вы знаете? Каково их строение?

18. Где у насекомых располагаются ходильные ноги? Сколько их?

19. Какое строение имеют крылья насекомых, почему у некоторых насекомых крылья отсутствуют?

20. Какие органы выделения имеются у насекомых?

21. Какое строение имеет сложный глаз насекомого?

22. Как происходит размножение и развитие у различных насекомых?

23. Каково внешнее строение паукообразных?

24. Как питается паук-крестовик?

25. Что такое паутинные бородавки? Каковы их строение и функции?

26. Как происходит размножение пауков?

ТИП МОЛЛЮСКИ (MOLLUSCA)

Моллюски (*лат.* molluscus – мягкий, мягкотелый) – это многоклеточные трехслойные билатерально-симметричные животные со вторичной полостью тела. У части моллюсков в течение онтогенеза происходит смещение органов, из-за чего тело теряет симметрию, т.е. становится асимметричным. Вторичная полость тела не имеет метамерной организации и у большинства форм в процессе онтогенеза подвергается значительной редукции. Остатки целома окружают сердце (околосердечная сумка, или перикардий) и половые железы. Промежутки между внутренними органами заполнены соединительной тканью – паренхимой.

Несегментированное тело моллюсков подразделяется на три отдела: голову, туловище и ногу. У некоторых форм голова и нога могут отсутствовать. Туловище часто разрастается на спинную сторону в виде внутренностного (висцерального) мешка. Вокруг основания туловища имеется обширная кожная складка – мантия. Пространство между мантией и туловищем образует мантийную полость, в которую открываются отверстия пищеварительной, выделительной и половой систем и в которой расположены жабры. Вместе с сердцем эти органы составляют мантийный комплекс органов. Мантия выделяет наружу защитную раковину, которая у разных видов имеет неодинаковое строение. У некоторых видов раковина частично или полностью редуцируется (см. далее рис. 222).

Пищеварительная система образована передней эктодермальной, средней энтодермальной и задней эктодермальной кишкой. Каждая из них состоит из хорошо дифференцированных отделов, у большинства видов в глотке имеется терка – радула, служащая для размельчения пищи, и пищеварительная железа – печень.

Дыхательная система имеет специализированные органы, у одних они обеспечивают газообмен в воде (это первичные жабры – ктенидии или вторичные – адаптивные жабры), а у других – в воздушной среде (легкие).

Кровеносная система незамкнутого типа, поскольку происходит объединение первичной и вторичной

полостей тела. Кровь течет не только по кровеносным сосудам, но и по полостным лакунам и синусам, омывая внутренние органы и транспортируя питательные вещества и растворенные газы. Движение крови обеспечивается пульсирующим сердцем, которое состоит из предсердий (их численность обычно определяется количеством жабр) и желудочка. При сокращении сердца кровь выталкивается в самый крупный сосуд – аорту, из него поступает в более мелкие сосуды – артерии, после чего изливается в полость тела. Пройдя по лакунам и синусам, кровь насыщается продуктами распада и углекислым газом, в результате чего становится венозной. Затем кровь попадает в органы дыхания, где очищается от углекислого газа и обогащается кислородом. После этого кровь поступает обратно в сердце – сначала в предсердия, а затем в желудочек.

Выделительная система представлена видоизмененными целомодуктами – почками, которые своими внутренними концами сообщаются с полостью перикардия. Половая система у разных видов может быть гермафродитной или раздельнополой.

Нервная система у низших моллюсков образована окологлоточным кольцом и четырьмя продольными стволами. У высокоорганизованных форм нервная система *разбросанно-узлового* типа и состоит из нескольких парных ганглиев.

Развитие у наиболее примитивных моллюсков проходит со стадией личинки трохофоры, у других образуется видоизмененная личинка – парусник.

Моллюски – очень древняя и самая многочисленная (после членистоногих) группа животных. Наибольшего расцвета они достигли 50 – 60 млн. лет назад в палеогене. Вопрос о филогенетическом происхождении моллюсков долгое время вызывал оживленные споры. В настоящее время большинство исследователей считают, что они происходят от кольчатых червей. Однако существует и другая, менее распространенная точка зрения, согласно которой предками моллюсков являются плоские черви. Тип включает в себя около 130 000 видов и подразделяется на два подтипа: б о к о н е р в н ы е и р а к о в и н н ы е.

Ниже мы подробно рассмотрим подтип раковинные (Conchfera). Сюда относят моллюсков с цельной или разделенной на две створки раковиной. У некоторых форм раковина вторично редуцируется. На голове имеются щупальца и глаза, у части видов голова и нога могут отсутствовать. Покровы лишены кутикулы, внутренностный мешок обычно хорошо развит, имеются органы равновесия – статоцисты.

В подтип раковинные моллюски входят пять классов: моноплакофоры, брюхоногие, лопатоногие, пластинчатожаберные и головоногие. В данной книге мы рассмотрим классы брюхоногие, пластинчатожаберные и головоногие.

Класс Брюхоногие (Gastropoda)

Брюхоногие, или улитки, являются самым многочисленным классом подтипа раковинных моллюсков (около 90 000 видов). Класс подразделяется на три подкласса: переднежаберных (Prosobranchia), заднежаберных (Opisthobranchia) и легочных (Pulmonata). Большинство из них (все заднежаберные и большинство переднежаберных) обитают в морях и океанах (это изначальная среда обитания брюхоногих), но значительное количество видов перешло в пресные водоемы или ведут наземный образ жизни – это немногие переднежаберные и все легочные брюхоногие моллюски. Отдельные представители класса являются паразитами. Размеры брюхоногих весьма разнообразны и широко варьируют от нескольких миллиметров до десятков сантиметров. Самые крупные виды обитают в морской воде, например, хемифусус (Hemifusus proboscidiferus) из подкласса переднежаберных имеет раковину длиной 60 см, а морской заяц (Aplysia) из подкласса заднежаберных – свыше 25 см. Однако и наземные улитки могут быть очень крупными, например, африканская улитка ахатина из подкласса легочных имеет раковину высотой до 10 см. Сообщалось о находке в 1979 г. в Австралии экземпляра гигантского сиринкса, раковина

которого достигала 77 см в длину и около метра в обхвате. Вес такой улитки при жизни составлял более 18 кг.

Тело брюхоногих четко расчленено на голову, туловище и ногу, имеется цельная раковина. Характерная особенность всех улиток – выраженная асимметрия тела. На начальных этапах онтогенеза брюхоногие имеют обычную билатеральную симметрию, но в процессе развития происходит инволюция органов, расположенных в правой половине тела, одновременно идет гипертрофия органов, расположенных слева. Неравномерное развитие органов влечет за собой их смещение, что, в свою очередь, приводит к спиральному закручиванию внутренностного мешка и, соответственно, раковины. В редких случаях обороты раковины лежат в одной плоскости (например, катушки). Форма раковины весьма разнообразна (рис. 203).

Голова хорошо обособлена, на ней располагаются одна-две пары щупалец и одна пара глаз, которые могут находиться на концах щупалец (например, у виноградной улитки) или у их основания (например, у морского блюдечка). Там же расположено и ротовое отверстие. У некоторых улиток на голове имеется вытянутый хоботок, заканчивающийся ртом.

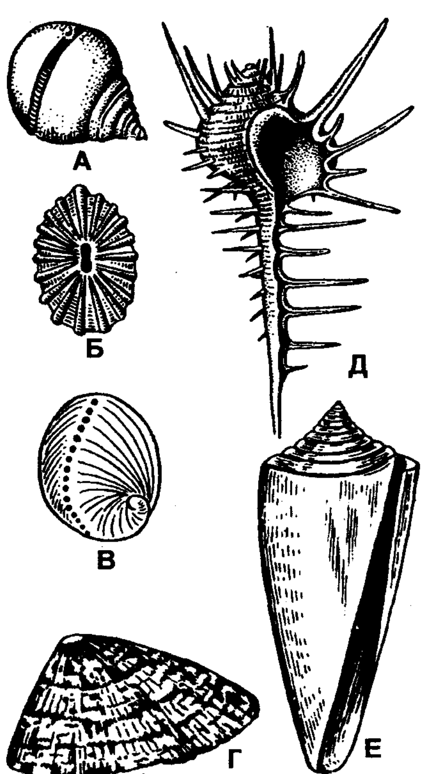
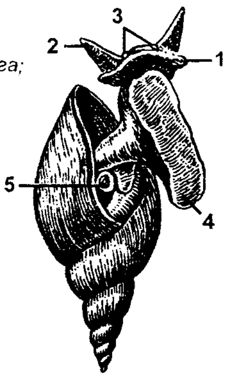


Рис. 203. *Раковины переднежаберных моллюсков: А – Pleurotomaria; Б – Fissurella; В – Haliotis; Г – Patella; Д – Murex; Е – Conus (А – В – по Лангу; Г – по Иванову; Д, Е – из Гаймен)*

Рис. 204. *Прудовик (Lymnaea stagnalis), натуральная величина:*
1 – ротовые лопасти; 2 – щупальца; 3 – глаза; 4 – нога; 5 – дыхательное отверстие (из Ламперта)



Хорошо развитая нога образует широкую уплощенную ползательную поверхность – подошву (рис. 204), посредством которой животное медленно ползет по субстрату (такой способ передвижения дал название всему классу – «брюхоногие»). Механизм движения улитки удобно наблюдать, когда моллюск ползет по стеклу. При этом хорошо видно, как вдоль подошвы периодически пробегает волна мышечных сокращений, которые обеспечивают поступательное движение улитки. Многочисленные кожные железы подошвы выделяют густую клейкую слизь, которая надежно удерживает моллюска на гладкой поверхности даже в перевернутом состоянии и, кроме того, предохраняет нежную ткань подошвы от механических повреждений в процессе движения.

У некоторых брюхоногих моллюсков нога может различным образом видоизменяться. Обычно это связано с адаптацией к определенным условиям окружающей среды той экологической ниши, которую занимает моллюск. Например, у крылоногих (подкласс заднежаберных) боковые части ноги увеличиваются и видоизменяются в пару крыловидных лопастей, с помощью которых крылоногие моллюски способны активно плавать в воде (рис. 205).

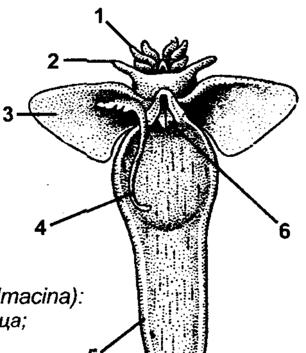


Рис. 205. *Крылоногий моллюск (Clione Umacina):*
1 – околоротовые придатки; 2 – щупальца; 3 – плавник – боковая часть ноги; 4 – совокупительный орган; 5 – впутренностный мешок (туловище); 6 – средняя часть ноги (по Боасу)

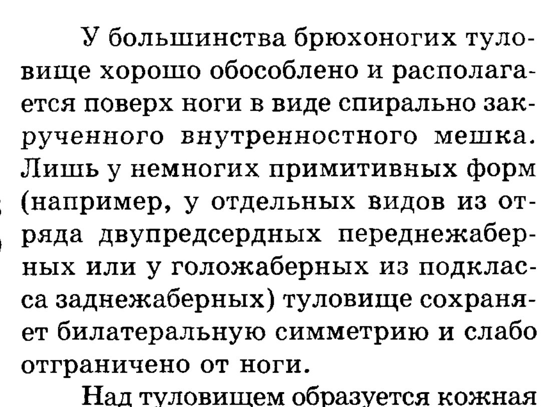


Рис. 206. *Продольный распил раковины (Charonia): 1 – вершина раковины; 2 – столбик; 3 – сифональный вырост раковины; 4 – устье; 5 – шов (по Оуэну)*

У большинства брюхоногих туловище хорошо обособлено и располагается поверх ноги в виде спирально закрученного внутренностного мешка. Лишь у немногих примитивных форм (например, у отдельных видов из отряда двупредсердных переднежаберных или у голожаберных из подкласса заднежаберных) туловище сохраняет билатеральную симметрию и слабо отграничено от ноги.

Над туловищем образуется кожная складка – мантия, которая направляется вниз и прикрывает мантийную полость. Кнаружи мантия выделяет раковину, которая обычно закручена вокруг центрального стержня в виде конической спирали (рис. 206). На раковине выделяют слепо замкнутую вершину и расширенную нижнюю часть, открывающуюся отверстием – *устьем*. Каждый последующий виток спирали по размерам превышает предыдущие витки и на некоторых раковинах даже полностью закрывает их (инволютные раковины), у других все витки раковины остаются хорошо заметными. У большинства улиток направление спирали правовращающее (дексиотропная раковина). Если смотреть прямо на вершину раковины, ее обороты ориентированы по часовой стрелке. Гораздо реже встречаются раковины с левовращающей спиралью (лейотропная раковина). У некоторых моллюсков раковина вторично упрощена и имеет вид колпачка, прикрывающего тело моллюска (см. рис. 203-Г).

Полость раковины большинства улиток достаточно велика, чтобы в случае опасности вместить в себя все тело моллюска. При этом у многих видов брюхоногих (в основном, из подкласса переднежаберных) на задней части ноги имеется роговая крышечка, по размеру соответствующая диаметру устья раковины, которой моллюск прикрывает отверстие устья, когда втягивает

свое тело в раковину. Стенка раковины снаружи образована тонким слоем органического вещества (периостракум), под ним лежит значительно более толстый фарфоровидный слой, образованный известковыми призмами (остракум – *греч.* ostrakon — черепок), у некоторых видов раковина имеет еще самый внутренний перламутровый слой, делающий такие раковины очень красивыми. Органические вещества, составляющие раковину, синтезируются самим моллюском, а необходимые неорганические соли поглощаются из пищи и непосредственно из окружающей воды.

У некоторых брюхоногих (главным образом, свободноплавающих и паразитических) раковина подвергается частичной или полной редукции. По мнению В. А. Догеля, редукция раковины происходит в несколько этапов:

1) раковина еще хорошо развита, но недостаточна для втягивания в нее всего тела;

2) раковина еще больше уменьшается и отчасти прикрывается двумя заворачивающимися на нее складками мягких тканей. В одних случаях это могут быть складки мантии, в других к ним добавляются разрастающиеся боковые участки ноги;

3) складки срастаются друг с другом по срединной линии над раковиной (например, слизень лимакс – Limax) – раковина из наружной становится внутренней и превращается в тонкую пластинку;

4) рудиментарная раковина распадается на отдельные известковые тельца, лежащие в покровах спины (например, слизень арион – Arion, или голожаберные – см. далее рис. 209);

5) все следы раковины пропадают (например, у киленогих).

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. Передняя кишка дифференцирована на ротовую полость, глотку и пищевод. Рот находится на нижней поверхности передней части головы, у некоторых видов эта область удлиняется и образуется хоботок с ротовым отверстием на конце. Ротовая полость переходит в глотку с толстыми мускулистыми стенками.

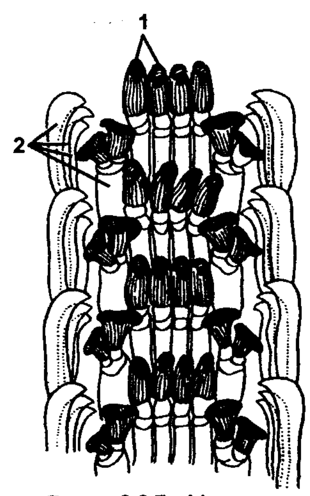


Рис. 207. *Морское блюдечко. Часть радулы:*
1 – латеральные зубы;
2 – маргинальные зубы
(по А. В. Иванову)

На границе между ними находятся роговые челюсти. В глотке находится подушкообразный мускулистый валик – язык, или одонтофор (*греч.* odus, odontos – зуб, phoros – несущий), поверх которого лежит радула. Ротовая полость и глотка выстланы кутикулой, а радула вдобавок покрыта твердыми зубцами, расположенными поперечными рядами (рис. 207). В процессе питания моллюска язык вместе с радулой выдвигается из ротовой полости, прижимается к поверхности растения или покрытому мелкими водорослями субстрату

Рис. 208. *Вскрытая виноградная улитка:*
1 – губное щупальце;
2 – глазное щупальце;
3 – глотка;
4 – церебральный ганглий; 5 – легкое;
6 – легочная вена;
7 – перерезанное легочное отверстие; 8 – анальное отверстие; 9 – отверстие мочеточника; 10 – прямая кишка;
11 – мочеточник; 12 – предсердие;
13 – желудочек сердца; 14 – перикардий;
15 – почка; 16 – желудок; 17 – печень;
18 – гермафродитная железа; 19 – гермафродитный проток; 20 – белковая железа; 21 – семяприемник; 22 – канал семяприемника; 23 – яйцесемяпровод; 24 – семяпровод; 25 – мешок любовных стрел; 26 – пальцевидные железы; 27 – бич; 28 – пенис; 29 – слюнные железы (из Бриана)

и обратным движением втягивает язык обратно. При этом терка сдирает пищевые частицы, действуя как рашпиль. В глотку открываются выводные протоки одной пары слюнных желез. Слюна некоторых хищных видов переднежаберных содержит большое количество серной кислоты (до 4%), служащей для растворения известковых раковин других моллюсков, которыми они питаются. Глотка продолжается в длинный пищевод, который у некоторых видов образует расширение – зоб.

Средняя кишка располагается во внутренностном мешке, она начинается с расширенной части – желудка (рис. 208). У некоторых брюхоногих в его полости находится хрустальный столбик, который представляет собой столбик слизи, содержащей ферменты. Постепенное растворение нижней части столбика освобождает пищеварительные ферменты, и они поступают в полость органа.

Желудок окружает объемистая печень, состоящая из многочисленных долек. У многих брюхоногих в связи с развившейся асимметрией сохраняется только левая доля. От долек печени отходят мелкие протоки, которые сливаются в более крупные и впадают в полость желудка. У брюхоногих печень выполняет функцию пищеварительной железы, вырабатывающей гидролитические ферменты, расщепляющие углеводы. Кроме того, клетки печени фагоцитируют мелкие частицы пищи и осуществляют внутриклеточное пищеварение. В печени откладываются запасные вещества – жир и гликоген.

У голожаберных моллюсков печень образует отростки, которые проникают в выросты тела – вторичные жабры (рис. 209). Из этих выростов

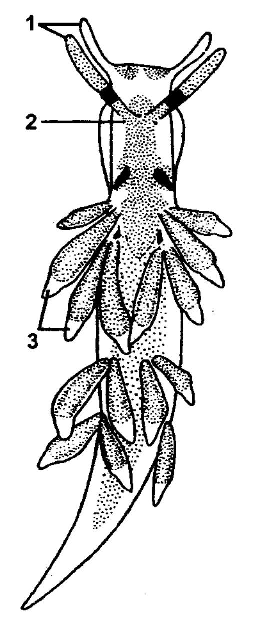


Рис. 209. *Голожаберный моллюск (Catriona): 1 – щупальца; 2 – глаза; 3 – вторичные жабры, содержащие отростки печени (из Гаймена)*

печени в покровы тела поступают стрекательные клетки, которые извлекаются в пищеварительной системе моллюска из съеденных им кишечнополостных. В дальнейшем стрекательные клетки действуют таким же образом, как если бы они изначально принадлежали самому моллюску, и при необходимости обеспечивают ему защиту.

От желудка отходит тонкая кишка, она делает несколько петель, после чего поворачивается кпереди и переходит в заднюю кишку, которая заканчивается анальным отверстием, открывающимся в мантийную полость над головой или на правой стороне тела животного.

Пища у брюхоногих может быть самой разнообразной. Значительная часть улиток кормится растительной массой, которую соскабливают при помощи радулы, медленно ползая по частям растений и донному субстрату. Некоторые моллюски (например, виноградная улитка) при этом может наносить существенный вред культурным растениям. Наряду с вегетарианцами, среди брюхоногих имеются также хищные и паразитические виды.

Дыхательная система представлена жабрами (большинство брюхоногих) или непарным легким (подкласс легочные). Жабры могут быть первичными или вторичными. Первичные (настоящие) жабры, или ктенидии, – это парные органы, расположенные по бокам от анального отверстия. Каждый ктенидий (*греч.* kteis, ktenos – гребень) состоит из удлиненной оси, по обе стороны которой располагаются перистые лепестки. Во взрослом состоянии парные ктенидии сохраняются у немногих видов (рис. 210), у большинства брюхоногих одна из первичных жабр (правая)

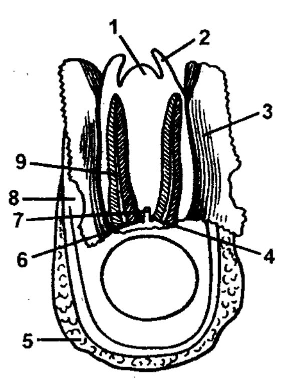


Рис. 210. *Симметричный переднежаберный моллюск (Fissurella). Вид со спины, раковина удалена, мантийная полость вскрыта:*
1 – голова; 2 – щупальца; 3 – отвернутый лоскут мантии; 4 – отверстие правой почки; 5 – нога; 6 – отверстие левой почки; 7 – анальное отверстие; 8 – часть верхнего отверстия мантийной полости; 9 – левый ктенидий (по Пельзенеру)

в онтогенезе частично или полностью редуцируется. Сохранившийся ктенидий часто прирастает вдоль стенки мантии и теряет один ряд лепестков. В зависимости от того, как располагаются ктенидии относительно сердца, различают переднежаберные (первичные жабры находятся впереди сердца) и заднежаберные (жабры находятся позади сердца) брюхоногие моллюски, которые по этому признаку делятся на два соответствующих подкласса.

У некоторых водных брюхоногих вместо первичных жабр развиваются вторичные, представляющие собой обычные выросты различных частей тела, в которых происходит газообмен (см. рис. 209). По своему происхождению эти структуры не имеют ничего общего с ктенидиями, и их возникновение носит адаптивный характер.

У наземных и пресноводных улиток газообмен происходит в воздушной среде, в связи с чем у них вместо жабр появился другой орган дыхания – легкое, которое представляет собой обособившийся отдел мантийной полости. Сообщение с окружающей средой происходит через самостоятельное дыхательное отверстие (см. рис. 204). Легкое всегда одно, его стенка покрыта многочисленными складками и выстлана ресничным эпителием. В толще складок залегают легочные сосуды и лакуны.

Осуществление дыхательного акта у наземных улиток ничем не осложнено, тогда как водным легочным приходится периодически подниматься на поверхность воды за очередной порцией атмосферного воздуха. Вдобавок они потребляют пузырьки воздуха, находящиеся на водных растениях, из-за чего могут подолгу оставаться под водой. В экстремальных условиях (например, осенью и зимой, когда поверхность водоема покрыта льдом) пресноводные брюхоногие (например, прудовики) способны усваивать растворенный в воде кислород. Этого можно добиться в лабораторных условиях, если специально закрыть дыхательное отверстие моллюска.

Кровеносная система брюхоногих (как и у всех моллюсков) незамкнутая, состоит из сердца, которое обычно располагается над задней кишкой в полости перикардия, и сосудов (см. рис. 208). У примитивных

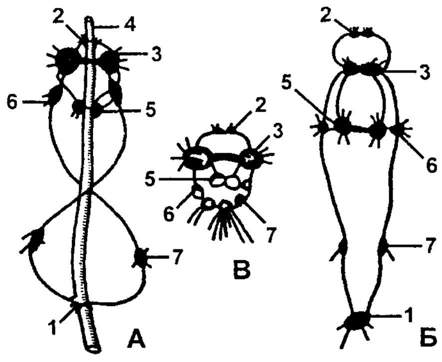
переднежаберных сердце имеет два предсердия и один желудочек. У других правое предсердие редуцируется в связи с асимметрией тела. У переднежаберных и легочных предсердие находится впереди желудочка, а у заднежаберных – позади.

Ритмично сокращаясь (сердце виноградной улитки при температуре +17°С совершает в среднем 36 сокращений в минуту), желудочек выталкивает артериальную кровь в самый крупный артериальный сосуд – аорту, которая вскоре делится на две ветви: головную и внутренностную. Головная аорта, направляющаяся в переднюю часть тела, кровоснабжает находящиеся там органы, внутренностная аорта кровоснабжает органы пищеварительной и половой систем. Для брюхоногих характерно наличие хорошо развитой сосудистой системы, со сплетениями во всех частях тела. У легочных даже имеются настоящие капилляры с собственными стенками.

Однако кровеносная система моллюсков незамкнута, поэтому кровь из концевых сосудов изливается в мелкие лакунарные пространства, которых особенно много в ноге и мантийной полости. Протекая по лакунам, кровь постепенно отдает кислород, насыщается углекислым газом и продуктами обмена, становясь при этом венозной. Затем кровь из лакун собирается в более обширные пространства в первичной полости тела – венозные синусы, которые изнутри выстланы соединительнотканной мембраной. Синусы сообщаются между собой через отверстия в этих мембранах. Самый крупный синус располагается над ногой, вокруг желудка, печени и половой железы. От венозных синусов кровь по приносящим венам оттекает к органам дыхательной системы (жабрам или легким), где отдает углекислый газ и насыщается кислородом, становясь артериальной. После этого артериальная кровь по жаберной или легочной вене (в зависимости от типа дыхания) поступает в предсердие, а оттуда – в желудочек.

Выделительная система образована двумя почками, при этом у взрослой особи обычно остается только одна (левая), а другая редуцируется по причине все той

Рис. 211. *Разные формы нервной системы у брюхоногих моллюсков: А – Prosobranchia; Б – Opisthobranchia; В – Pulmonata; 1 – висцеральный ганглий; 2 – буккальный ганглий; 3 – церебральный ганглий; 4 – кишечный канал; 5 – педальный ганглий; 6 – плевральный ганглий; 7 – париетальный ганглий (по Коршельту и Гейдеру)*



же асимметрии. Почка представляет собой типичный целомодукт, она состоит из ресничной воронки, обращенной в полость перикардия (напоминаем, что полость перикардия представляет собой остаток вторичной полости тела – цело́ма), и канальца – мочеточника, который открывается в мантийную полость рядом с анальным отверстием.

Нервная система примитивных брюхоногих состоит из нервных стволов, образованных нервными клетками и их отростками. По мере усложнения организации на определенных участках стволов происходит концентрация тел нервных клеток в виде нервных узлов – ганглиев, тогда как остальная часть стволов состоит только из отростков (нервных волокон), поэтому их правильнее называть не стволами, а коннективами. Напоминаем, что комиссурами называют пучок нервных волокон, соединяющий одноименные ганглии, тогда как коннективы соединяют разноименные ганглии. У разных брюхоногих строение нервной системы имеет особенности (рис. 211), но в типичном случае (по крайней мере, для переднежаберных) обособляются пять пар основных ганглиев, которые в совокупности образуют нервную систему *разбросанно-узлового* типа. Церебральные ганглии, расположенные над глоткой и соединенные церебральной комиссурой, иннервируют головные щупальца, глаза и статоцисты, а также глотку. Педальные ганглии находятся в передней части ноги, под глоткой и соединены педальной комиссурой, иннервируют мышцы ноги. Плевральные

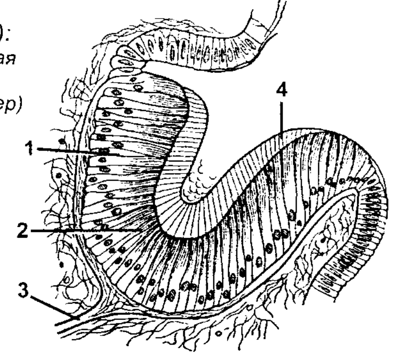
ганглии расположены неподалеку от педальных ганглиев, посредством коннективов соединяются с ними, а также с церебральными ганглиями, иннервируют мантию. Париетальные ганглии расположены кзади от предыдущих узлов, иннервируют ктенидии и находящиеся у их основания органы химического чувства – осфрадии. Висцеральные ганглии располагаются под задней кишкой и соединены висцеральной комиссурой, иннервируют внутренние органы.

У переднежаберных плевровисцеральные коннективы образуют перекрест – хиазму (см. рис. 211), поэтому их нервную систему называют перекрещенной, или *хиастоневральной*. У заднежаберных и легочных перекрест вторично отсутствует (неперекрещенная, или эутоневральная, нервная система), причем у легочных плевровисцеральные коннективы имеют небольшую длину, из-за чего все основные ганглии оказываются сближенными друг с другом.

Органы чувств у брюхоногих моллюсков развиты хорошо. Они способны воспринимать тактильные, химические, световые раздражения, а также определять положение тела в пространстве. Для осязания служат, главным образом, щупальца, расположенные на голове, боковые губы рта и в меньшей степени вся кожа оголенных частей тела (например, края мантии). Органами химического чувства являются осфрадии, которые находятся у основания первичных жабр — ктенидиев и несут 100 – 150 тонких листочков. Осфрадий имеет перистую структуру, только, в отличие от жабр, тонкие листочки располагаются не на длинной оси, а на продолговатом валике, в котором располагаются тела нервных клеток. Органами обоняния и вкуса, по-видимому, являются губные щупальца.

Почти у всех улиток имеются глаза, которые обычно располагаются на концах задней пары щупалец (глазных) или у их основания. В случае опасности улитка, используя специальную мышцу-ретрактор, втягивает щупальца вместе с глазами внутрь, наподобие вдавленных пальцев на пустой резиновой перчатке. В самом

Рис. 212. *Разрез глаза морского блюдечка (Patella rota): 1 – сетчатка; 2 – пигментированная зона; 3 – зрительный нерв; 4 – утолщенная кутикула (по Гильгер)*



простом случае глаз представляет собой ямку, выстланную чувствительными клетками (рис. 212). Более сложные глаза имеют погруженный под эпителий пузырь, в котором лучи света проходят через линзу – хрусталик и стекловидное тело, после чего попадают на светочувствительные клетки (рис. 213).

Органами равновесия служат статоцисты, которые имеются у всех брюхоногих (одна пара). Статоцист имеет обычное строение и состоит из замкнутого пузырька, заполненного жидкостью и выстланного клетками с чувствительными волосками (рис. 214). Находящиеся в жидкости многочисленные (1 – 100) кусочки $CaCO_3$ в случае изменения положения тела моллюска в пространстве смещаются и давят не на дно пузырька, а на его стенки, что воспринимается волосками чувствительных клеток и приводит к деполяризации поверхностной мембраны. Возникшее при этом возбуждение передается по волокнам нерва в церебральный ганглий, где происходит анализ и синтез и возникает ответная реакция.

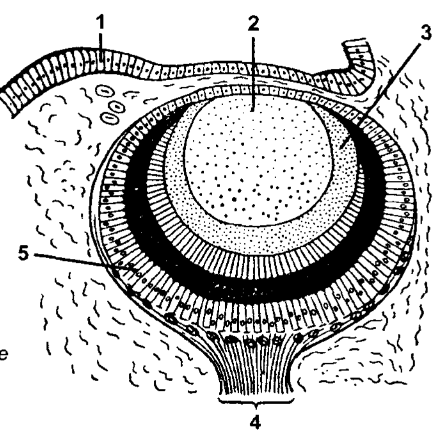


Рис. 213. *Разрез глаза (Fissurella): 1 – кожный эпителий головы; 2 – хрусталик; 3 – стекловидное тело; 4 – зрительный нерв; 5 – зрительные клетки (сетчатка) (из В. А. Догеля)*

Рис. 214. *Статоцист виноградной улитки: 1 – нерв статоциста; 2 – стенка статоциста; 3 – полость статоциста; 4 – статоконии; 5 – соединительнотканная оболочка (по Лейдигу)*

Половая система у разных видов имеет ряд особенностей. Среди брюхоногих имеются раздельнополые и гермафродитные формы. Раздельнополыми являются переднежаберные. Половая система у них организована относительно просто и состоит из половой железы (яичника или семенника) и половых протоков (семяпровода или яичника). У мужской особи отходящий от семенника семяпровод (рис. 215) открывается в мантийную полость на правой стороне. Рядом с половым отверстием располагается мускулистый совокупительный орган, в форме выроста.

У самки от яичника отходит яйцевод, у многих видов на нем по ходу образуется расширение – матка, и широкое боковое ответвление – семяприемник (см. рис. 215).

Заднежаберные и легочные являются гермафродитами. У них половая система устроена гораздо сложнее (см. рис. 208). Половая железа также непарная, поскольку в ней имеются мужской и женский отделы, она называется *гермафродитной железой*. От гонады отходит общий гермафродитный проток, в него по ходу впадает проток белковой железы, после чего гермафродитный проток расширяется и дифференцируется на яйцеводную часть и семяпроводную часть (сам проток теперь называется яйцесемяпроводом). Вдоль нижней

Рис. 215. *Половой аппарат киленогого моллюска (Pterotrachea): А – самки; Б – самца; 1 – семяпровод; 2 – яичник; 3 – белковая железа; 4 – семяприемник; 5 – матка; 6 – семенник (из Клауса)*

поверхности протока тянется более темная и лишенная складчатости предстательная железа. В дальнейшем общий проток все же разделяется на более толстый яйцевод и тонкий семяпровод. От яйцевода отходит длинный канал, заканчивающийся округлым мешочком – семяприемником (туда при копуляции попадает семя полового партнера). Затем яйцевод переходит в толстостенное влагалище, которое открывается в половую клоаку. Кроме того, в яйцевод впадают протоки пальцевидных желез (эту расширенную часть яйцевода иногда называют маткой) и объемистый мешок любовной стрелы. Семяпровод открывается в мешок совокупительного органа (пениса).

У всех брюхоногих (в том числе и у гермафродитных форм) оплодотворение перекрестное, причем у подавляющего большинства видов оно внутреннее (лишь у примитивных форм встречается наружное оплодотворение). Для стимуляции улитки вонзают в тело полового партнера известковую иглу, которую очень метко называют любовной стрелой. Она легко проникает в мягкое тело моллюска и не наносит ему вреда.

Отложенные яйца часто помещаются в общую слизь и имеют вид студенистых колбасок или иную форму. На скорость эмбрионального развития большое влияние оказывает температура окружающей среды. У низших переднежаберных развитие проходит со стадией личинки трохофоры, которая затем трансформируется в более сложную личинку — парусник, или велигер (рис. 216). У других представителей этого подкласса, а также у заднежаберных стадия трохофоры отсутствует и из яйца сразу выходит парусник, также ведущий свободноплавающий образ жизни. Затем парусник постепенно развивается в обычную улитку. У легочных метаморфоз отсутствует, развитие прямое, из яйца выходят крошечные улитки, которые довольно быстро растут.

Значение брюхоногих в жизни человека относительно невелико. Некоторые виды традиционно используются в кухне многих стран. Например, в Западной Европе употребляют наземную виноградную улитку в вареном или жареном виде, для чего этих моллюсков

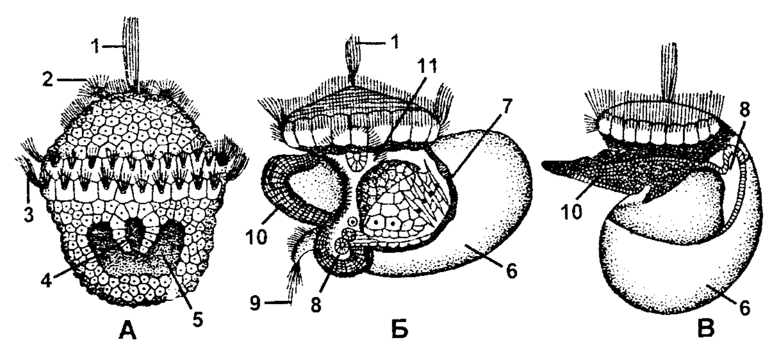


Рис. 216. *Развитие морского блюдечка Patella (Prosobranchia, Diotocardia):*
А – трохофора; Б – парусник до скручивания; В – парусник после скручивания; 1 – теменной султан; 2 – реснички верхнего полушария; 3 – прототрох; 4 – рот; 5 – просвечивающие мезодермальные полоски; 6 – раковина; 7 – внутренностный мешок; 8 – мантия; 9 – реснички задней части тела; 10 – зачаток ноги; 11 – кишечник (по Паттену)

даже специально разводят на фермах. Раковины улиток, содержащие перламутровый слой, очень красивы, и некоторые из них без всякой выделки представляют собой украшение. Часто из раковин изготовляют пуговицы, а раковины морских моллюсков каури (и некоторых других видов) в свое время даже использовались в качестве денежной единицы, что отразилось в латинском названии этого моллюска – *Monetaria moneta*. Еще в Древнем Риме были весьма популярны и очень высоко ценились ткани, окрашенные пурпуром. Эту краску добывали из особой пурпурной железы у хищных морских улиток мурексов, причем для получения всего полутора граммов продукта необходимо переработать 12 000 улиток. Тем не менее в те времена пурпур производился в больших количествах.

Нередко растительноядные наземные брюхоногие наносят существенный вред культурным посадкам, например виноградная улитка или различные виды слизней. Велико значение брюхоногих с точки зрения медицинской паразитологии – многие из них являются промежуточными хозяевами дигенетических сосальщиков из типа плоские черви (например, в малом прудовике проходит свое личиночное развитие печеночный сосальщик).

Класс Пластинчатожаберные, или Двустворчатые (Lamellibranchia, или Bivalvia)

Видовое разнообразие двустворчатых значительно меньше, чем брюхоногих, однако это второй по численности класс, насчитывающий около 20 000 видов. Свое название класс получил из-за наличия у его представителей раковины, состоящей из двух створок, соединенных друг с другом, а не цельной, как у брюхоногих. Двустворчатые моллюски ведут исключительно водный образ жизни, заселяя на разных глубинах соленые (большая часть видов – около 80%) и пресные водоемы, особенно в зонах с жарким климатом. На суше они не встречаются. Размеры раковины могут широко варьировать от небольших до полутора метров. Столь крупных размеров достигает тридакна гигантская, обитающая в теплых водах Тихого и Индийского океанов. Общая масса этого моллюска достигает 250 кг, причем большая часть веса приходится на раковину, тогда как мягкие части сообща весят около 30 кг.

Тело сплюснуто с боков и полностью скрыто двумя створками раковины. Обычно сохраняется двусторонняя симметрия. Характерной особенностью двустворчатых является редукция головы, поэтому тело состоит только из туловища и ноги, расположенной между ротовым и анальным отверстиями туловища. У некоторых видов (например, у представителей отряда первичножаберных) нога имеет ползательную поверхность (подошву) и служит для передвижения моллюска. Однако у большинства двустворчатых нога сплюснута с боков и заострена на конце, она активно используется моллюском для закапывания в ил. У многих видов нога частично (например, у мидий) или полностью (например, у устриц) редуцируется в связи с неподвижным образом жизни.

Тело двустворчатых с боков покрыто мантией, которая свешивается в виде двух складок. Мантия ограничивает мантийную полость с находящимися там ногой и жабрами. У форм, ведущих роющий образ жизни, свободные края мантии срастаются, оставляя несколько

отверстий. Через одно из них – *вводной сифон* – вода с пищевыми частицами поступает в мантийную полость, омывая при этом жабры, через другое – *выводной сифон* – отфильтрованная моллюском вода выходит из мантийной полости. Такая организация очень удобна для роющих моллюсков, поскольку позволяет животному находиться целиком или частично погруженным в донный грунт, выставляя трубки обоих сифонов.

Снаружи мантия выделяет раковину, состоящую из двух створок, гибко соединенных между собой. Соединение створок обеспечивают отростки (зубы), расположенные на спинном крае створок. При этом каждому отростку одной створки соответствует такая же по размеру и форме выемка на другой. Если зубы имеют примерно одинаковые размеры и представлены в большом числе, то замок называется равнозубым, если зубы малочисленны и неодинаковы – разнозубым. Кроме замка, обе створки соединяет эластичная лентовидная связка – лигамент, которая перекидывается с одной створки на другую, причем ткань лигамента непосредственно переходит в створки, срастаясь с ними. Эластичный необызвествляющийся лигамент все время держит створки в напряжении, раскрывая их, поэтому открываются створки пассивно. Захлопывание створок осуществляется с помощью одной или двух мощных замыкательных мышц (аддукторов), которые прикрепляются непосредственно к створкам. У некоторых двустворчатых (например, у беззубки) створки не имеют замка и соединяются только лигаментом.

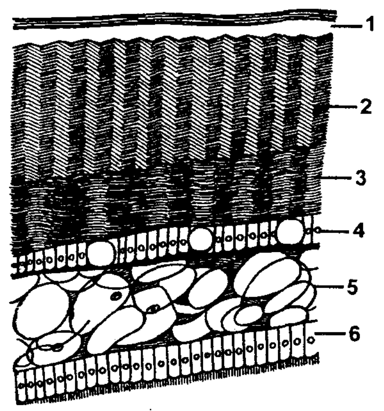


Рис. 217. *Разрез через раковину и мантию беззубки (Anodonta):*
1 – конхиолиновый слой;
2 – фарфоровидный, или призматический, слой;
3 – перламутровый слой;
4 – эпителий наружной поверхности мантии; 5 – соединительная ткань мантии; 6 – эпителий внутренней поверхности мантии (по Лейдигу)

Раковина снаружи покрыта тонким слоем органического вещества конхиолина, который образует периостракум (рис. 217). Производным наружного слоя раковины является лигамент, соединяющий створки. Средний слой раковины – фарфоровидный, или остракум, самый толстый, образован известковыми призмами, ориентированными перпендикулярно поверхности створки. Внутренний слой – перламутровый, образован очень тонкими известковыми пластинками, перемежающимися пластинками конхиолина. Это вызывает преломление света и делает раковину очень красивой. Под перламутровым слоем раковины лежит наружный эпителий мантии, который, собственно, и выделяет материал самой раковины. Если в промежуток между мантией и раковиной попадет инородная частица плотной консистенции (например, песчинка), она постепенно обволакивается слоями перламутра и со временем превращается в жемчужину.

У некоторых видов раковина может подвергаться редукции. Например, у корабельного червя от раковины остаются лишь две маленькие пластинки, а сам моллюск приобретает червеобразную форму, удобную для движения по вытачиваемым им ходам в деревянных предметах.

Пищеварительная система двустворчатых имеет некоторые особенности, которые, главным образом, связаны с редукцией головы и отсутствием из-за этого тех органов, которые обычно в ней находятся, – глотки с радулой и слюнными железами, также отсутствуют челюсти. Поэтому передняя кишка в значительной степени упрощена. Ротовое отверстие располагается впереди ноги (рис. 218) и окружено по бокам двумя парами удлиненных ротовых лопастей треугольной формы. С помощью ресничек, покрывающих эти лопасти, пищевые частицы подгоняются к ротовому отверстию и заглатываются. Поскольку глотка отсутствует, ротовая полость продолжается непосредственно в короткий пищевод, который, в свою очередь, открывается в объемный желудок мешковидной формы. В задней части

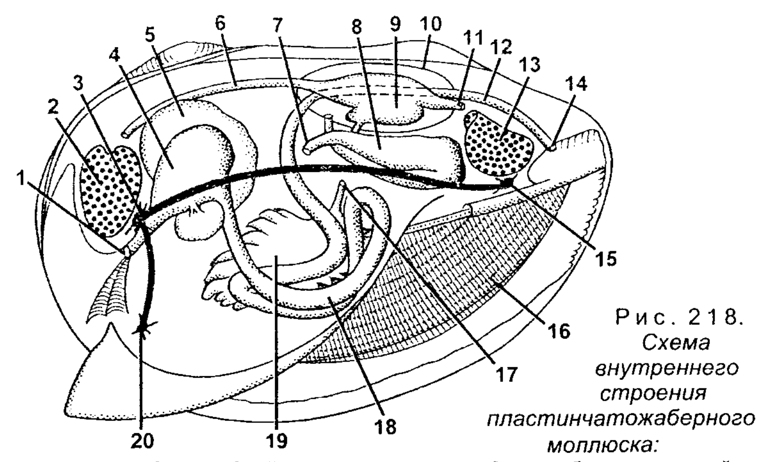


Рис. 218. *Схема внутреннего строения пластинчатожаберного моллюска:*

1 – рот; 2 – передний мускул-замыкатель; 3 – цереброплевральный ганглий; 4 – желудок; 5 – печень; 6 – передняя аорта; 7 – наружное отверстие почки; 8 – почка, открывающаяся в перикардий; 9 – сердце; 10 – перикардий; 11 – задняя аорта; 12 – задняя кишка; 13 – задний мускул-замыкатель; 14 – анальное отверстие; 15 – висцеропариетальный ганглий; 16 – жабры; 17 – отверстие гонады; 18 – средняя кишка; 19 – гонада; 20 – педальный ганглий (из Ремане)

желудка имеется слепой вырост, содержащий кристаллический стебелек. Это студенистое образование представляет собой стержень, в котором пищеварительные ферменты связаны с другими белками. Конец стержня обращен в полость желудка, где постепенно растворяется, освобождая при этом ферменты. По бокам от желудка располагается парная печень, ее протоки впадают в полость желудка. В печени синтезируются пищеварительные ферменты, кроме того, в ней происходит внутриклеточное переваривание мелких пищевых частиц, которые поступают из желудка. Более крупные частицы из желудка направляются в среднюю кишку. Таким образом, в желудке пища не только перерабатывается, но и сортируется ресничками эпителия желудка.

От желудка отходит средняя кишка, в которой завершается переработка и всасывание пищи, причем полостное пищеварение в ней также сочетается с внутриклеточным (фагоцитозом). Вначале средняя кишка спускается в основание ноги, делает в ней один или несколько изгибов среди половых желез, после чего поднимается в верхнюю часть туловища и направляется

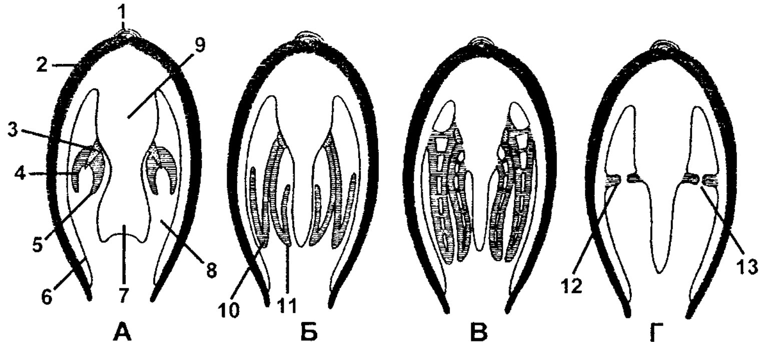


Рис. 219. *Жабры пластинчатожаберных. Схематические поперечные разрезы через тело в области жабр:*
А – первичножаберные; Б – нитежаберные; В – настоящие пластинчатожаберные; Г – перегородчатожаберные; 1 – лигамент; 2 – створка раковины; 3 – ось ктенидия; 4 – наружный лепесток ктенидия; 5 – внутренний лепесток ктенидия; 6 – мантия; 7 – нога; 8 – мантийная полость; 9 – туловище; 10 – наружная нить, состоящая из нисходящего и восходящего колен; 11 – внутренняя нить; 12 – мускулистая перегородка, произошедшая за счет участков жабры, прирастающих к мантии и ноге; 13 – отверстие в перегородке (из Ланга)

к заднему концу тела, переходя в заднюю кишку. Особенностью двустворчатых является то обстоятельство, что задняя кишка обычно пронизывает насквозь желудочек сердца. Анальное отверстие расположено позади ноги над задним аддуктором.

Дыхательная система образована жабрами (ктенидиями), строение которых широко варьирует (рис. 219). Чаще всего образуются большие пластинчатые жабры, из-за чего двустворчатых еще называют пластинчатожаберными. Однако у представителей отряда перегородчатожаберных, ведущих глубоководный образ жизни, жабры редуцируются и газообмен осуществляется в верхней части мантийной полости (см. рис. 219-Г).

Кровеносная система незамкнутого типа. Сердце находится на спинной стороне туловища и лежит в полости перикардия. В ходе эмбрионального развития сердце закладывается в виде парного органа, причем у некоторых примитивных форм (например, Arca) два сердца сохраняются в течение всей жизни. Однако у большинства двустворчатых в онтогенезе зачатки сливаются, образуя непарный орган. Обычно при этом охватывается задняя

кишка, поэтому она проходит сквозь сердце (см. рис. 218). Лишь у немногих простоорганизованных форм отряда первичножаберных сращение зачатков сердца происходит над кишкой и эти органы оказываются разделенными.

Сердце двустворчатых состоит из двух предсердий и одного желудочка. Из желудочка кровь поступает в переднюю и заднюю аорты (см. рис. 218). Передняя аорта проходит над кишкой к переднему концу тела, кровоснабжая ногу, внутренние органы и переднюю часть мантии. Задняя аорта направляется к заднему концу тела, проходит под кишкой и разделяется на две задние мантийные артерии, кровоснабжающие заднюю часть тела.

Из артерий кровь выходит в соединительнотканные полости — лакуны, которые не имеют собственных стенок. Омывая внутренние органы, кровь из артериальной становится венозной и, оттекая от разных частей тела, собирается в объемистый венозный синус, лежащий под перикардием. Оттуда венозная кровь по приносящим жаберным сосудам направляется к жабрам, где и происходит газообмен. По выносящим жаберным сосудам артериальная кровь поступает в предсердия, которые затем перегоняют ее в желудочек.

Выделительная система двустворчатых образована парой видоизмененных целомодуктов – почек, расположенных в задней части тела ниже кишки (см. рис. 218). Каждая почка имеет широкий мешковидный каналец с железистыми стенками, образующий петлю, колено которой направлено вниз. Один конец канальца открывается в полость перикардия (т.е. в остаток целома), а другой – в мантийную полость.

Кроме почек, выделительную функцию выполняет перикардий, в стенках которого имеются перикардиальные железы. Однако вещества, выделяемые этими железами, также поступают в полость перикардия и выводятся оттуда почками.

Нервная система разбросанно-узлового типа, причем некоторые узлы сливаются. В результате двустворчатые обычно имеют три пары ганглиев: цереброплевральные, которые над пищеводом (напоминаем, что в связи с редукцией головы отсутствует глотка, поэтому

сообщение между ганглиями проходит не над глоткой, а над пищеводом) соединяет церебральная комиссура; педальные, расположенные в ноге и соединенные с цереброплевральными ганглиями посредством длинных коннективов; висцеропариетальные, также соединенные с цереброплевральными ганглиями длинными коннективами.

Органы чувств у двустворчатых развиты относительно слабо, что связано с упрощением строения и малоподвижным или даже вообще неподвижным образом жизни. Из-за отсутствия головы двустворчатые не имеют головных щупалец и глаз, присущих брюхоногим. Однако глаза могут образовываться вдоль свободного края мантии (например, у гребешка) или в области сифонов (например, у сердцевидки). У некоторых видов там же образуются короткие щупальца, выполняющие, наряду с околоротовыми лопастями, роль органов осязания. Обычно имеются органы химического чувства – осфрадии, расположенные у основания ктенидиев, и два статоциста, которые находятся вблизи педальных ганглиев.

Половая система у подавляющего большинства видов двустворчатых раздельнополая. Парные гроздевидные гонады лежат в передней части тела и частично заходят в основание ноги. Между половыми железами проходит кишечник. У примитивных форм собственные половые протоки отсутствуют и половые продукты поступают в каналец почки. Остальные виды имеют более совершенную организацию половой системы с дифференцированными протоками – яйцеводами или семенниками, в зависимости от пола, которые самостоятельно открываются в мантийную полость по бокам от ноги вблизи наружных отверстий почечных канальцев.

У всех видов оплодотворение наружное. Развитие сопровождается метаморфозом с прохождением стадии личинки трохофоры (рис. 220). Трохофора постепенно превращается в парусник, который некоторое время также ведет планктонный образ жизни, после чего оседает на донный субстрат и со временем видоизменяется в молодого моллюска. Таким образом, планктонные

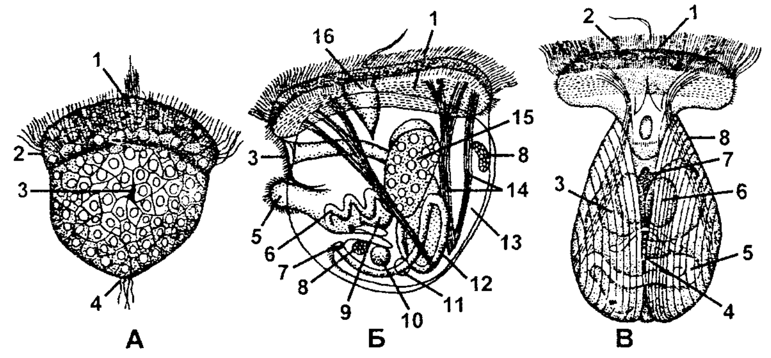


Рис. 220. *Развитие дрейссены:*
А – трохофора, вид с брюшной стороны; Б – парусник, вид спереди; В – то же, сбоку; 1 – теменная пластинка с теменным султаном ресниц; 2 – прототрох; 3 – рот; 4 – задний султан ресниц; 5 – нога; 6 – зачаток жабры; 7 – анальное отверстие; 8 – мускул-замыкатель; 9 – педальный ганглий; 10 – висцеральный ганглий; 11 – зачаток сердца; 12 – средняя кишка; 13 – створка раковины; 14 – мускульные тяжи; 15 – печень; 16 – парус (из Мак-Брайда)

личинки морских двустворчатых обеспечивают широкое расселение этих моллюсков.

Несколько иначе происходит развитие пресноводных форм (например, беззубки). Самец выбрасывает гаметы через выводной сифон в окружающую воду. Оплодотворение яиц происходит в мантийной полости самки, куда спермии попадают с током воды. Сначала яйца попадают в жабры материнского организма, там из них выходят личинки *глохидии*, снабженные двумя створками округлой формы с характерными острыми зубцами по свободному краю (рис. 221). Строение глохидия намного проще, чем у взрослой особи, в частности, имеется лишь один мускул-замыкатель, отсутствуют жабры, недоразвита

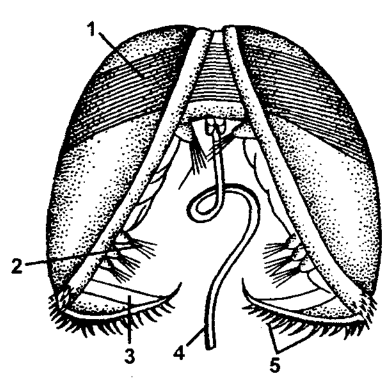


Рис. 221. *Глохидий беззубки (Anoctonta celensis) с полураскрытыми створками, вид спереди:*
1 – личиночный мускул-замыкатель; 2 – пучки чувствительных щетинок; 3 – краевой зубец раковины; 4 – нить биссуса; 5 – зубчики на краевом зубце (по Герберсу)

нога и т.д. Из отверстия биссусовой железы часто торчит длинная клейкая нить биссуса, с помощью которой личинка прочно пристает к телу проплывающей мимо рыбы (движение проплывающей рыбы улавливается матерью, и она выбрасывает личинок из мантийной полости через выводной сифон). Оказавшись в воде, личинка способна плавать, активно хлопая створками раковины. Чаще всего глохидии оказываются на жабрах или плавниках рыбы и удерживаются там не только с помощью биссуса, но и зубцами раковины. На рыбе личинка ведет паразитический образ жизни. Вначале на теле хозяина появляется маленькая ранка, что стимулирует регенерационные процессы окружающих тканей, которые разрастаются и со временем окружают личинку со всех сторон. Глохидий активно питается, быстро растет и в течение одного-двух месяцев превращается в маленького моллюска. После этого ткани хозяина над ним разрываются и молодая особь опадает на донный субстрат. Поскольку рыбы активно перемещаются, молодая ракушка оказывается на значительном расстоянии от матери. Так происходит расселение пресноводных двухстворчатых моллюсков.

Большинство двустворчатых ведут малоподвижный образ жизни, частично или полностью зарываясь в донный грунт, они выставляют наружу сифоны и фильтруют воду в поисках пищи. Некоторые формы вообще не способны перемещаться, поскольку прикрепляются ко дну или к различным погруженным в воду предметам с помощью прочных нитей биссуса. Это вещество выделяется особой биссусовой железой, которая расположена на нижней поверхности ноги. Другие неподвижные моллюски (например, устрицы) прирастают к подводным предметам более крупной левой створкой. Однако некоторые виды могут быть весьма подвижными. Например, морской гребешок в случае опасности начинает часто хлопать створками раковины и благодаря реактивной силе выталкиваемой воды активно уплывает.

Значение двустворчатых моллюсков в природе очень велико, поскольку они, наряду с губками, являются естественными фильтраторами. Пропуская через

себя воду, они эффективно очищают ее, поэтому в местах скоплений двустворчатых вода обычно бывает чистой. Установлено, что одна взрослая устрица за один час пропускает через себя около десяти литров воды, а мидии, заселяющие 1 $м^2$ поверхности дна, в течение суток фильтруют до 280 $м^3$ воды.

Хозяйственное значение двустворчатых может быть полезным и вредным. Многие виды (например, устрицы, мидии, гребешок и др.) в различном состоянии употребляются в пищу, поскольку обладают ценным диетическим мясом, богатым микроэлементами. Поскольку природные запасы моллюсков ограниченны, многих из них специально разводят на водных фермах. Например, хозяйства по выращиванию морского гребешка имеются на российском побережье Дальнего Востока. Кстати, у промысловых двустворчатых имеется немало природных врагов, среди которых также есть моллюски. Например, до появления в Черном море брюхоногого моллюска рапаны (ее раковины часто привозят с черноморского побережья в качестве красивого сувенира) мидии и устрицы были весьма многочисленны. Появившись в 1947 г. вблизи Новороссийска, рапана очень быстро и широко распространилась, при этом почти полностью уничтожила популяцию устриц и заметно уменьшила численность мидий и других ценных для человека моллюсков. Это еще один пример негативного участия человека в искусственном переселении чужеродных видов.

Велико значение двустворчатых в качестве источника великолепных украшений. Прежде всего это относится к тем видам, которые способны продуцировать качественный жемчуг – одно из немногих (наряду с янтарем) ювелирных украшений органической природы. Лучший жемчуг образует морская жемчужница (Pinctada), обитающая в Индийском и Тихом океанах, а также в Красном море. Довольно качественные, хотя и мелкие, жемчужины вырастают и у пресноводной речной жемчужницы (Margaritifera), которая обитает в северных реках России. Особенно масштабный жемчужный промысел в нашей стране был до XX в., однако

в настоящее время он практически прекратился из-за загрязнения рек, в которых обитает жемчужница, хозяйственными стоками. В некоторых странах (например, в Японии) жемчужницы специально выращиваются на фермах. При этом моллюскам специально вводят песчинки, чтобы стимулировать животное образовывать жемчуг. Интересно, что гигантские тридакны также могут образовывать жемчужины, причем столь же огромные – до семи кг, однако их качество настолько низкое, что никакого ювелирного значения не имеют.

Значительную ценность представляют перламутровые раковины многих двустворчатых. Для изготовления качественных поделок слой перламутра на раковине должен составлять не менее 2,5 мм. Менее качественные раковины (в том числе и раковины обыкновенной речной перловицы) используют для изготовления пуговиц и других недорогих предметов.

Вред могут приносить относительно немногие брюхоногие. Например, небольшой моллюск дрейссена, широко распространенный у нас и в странах Западной Европы, может размножаться в таком количестве, что устилает собой не только подводные предметы, но проникает в трубы гидротехнических сооружений и водопровод, оседает на предохранительных решетках, полностью их перекрывая. Оказавшись в водопроводных трубах, моллюски не только ограничивают движение воды, но и портят ее, погибая.

Другой двустворчатый моллюск – корабельный червь, или шашень (рис. 222), выедает древесину, проделывая при этом длинные ходы в деревянных предметах, например в деревянных сваях или

Рис. 222. *Корабельный червь, или шашень, (Teredo navalis) и его ходы в куске дерева (по Мейеру и Мебиусу)*

деревянных частях кораблей, из-за чего могут появиться весьма нежелательные для находящегося в открытом море судна течи. Название моллюск получил за свое удлиненное червеобразное тело, почти лишенное раковины. Длина его составляет около 10 см. В нашей стране этот моллюск распространен в Черном море и на Дальнем Востоке.

Класс Головоногие (Cephalopoda)

Головоногие моллюски являются наиболее высокоорганизованными представителями типа. Из-за очень сложного поведения, обусловленного высоким уровнем развития нервной системы и органов чувств, их даже уважительно называют «приматами моря». Головоногие моллюски являются весьма древними животными. Ископаемые остатки родственных современному наутилусу форм найдены в отложениях кембрийского периода палеозойской эры. Видовое разнообразие вымерших головоногих было очень велико – на сегодня открыто более 11 000 видов ископаемых форм.

Современных головоногих значительно меньше – всего 700 видов. Все они являются обитателями моря, причем большинство ведут пелагический образ жизни (т.е. плавают в толще воды), заселяя различные глубины от мелководий до очень больших глубин (несколько километров), некоторые виды ползают по дну. Размеры головоногих широко варьируют от нескольких сантиметров до 18-метровых гигантов, весящих не менее двух тонн (гигантские кальмары архитеутис).

Строение тела головоногих моллюсков во многом отличается от других классов моллюсков. У них более, чем у других классов, выражена билатеральная симметрия. В общем виде тело подразделяется на голову, туловище и ногу. Основной особенностью их строения являются мускулистые выросты ноги – щупальца (их еще называют руками), которые смещены на голову (отсюда происходит и название класса) и окружают со всех сторон ротовое отверстие (рис. 223). Оставшаяся часть ноги видоизменилась в воронку, расположенную на брюшной стороне тела.

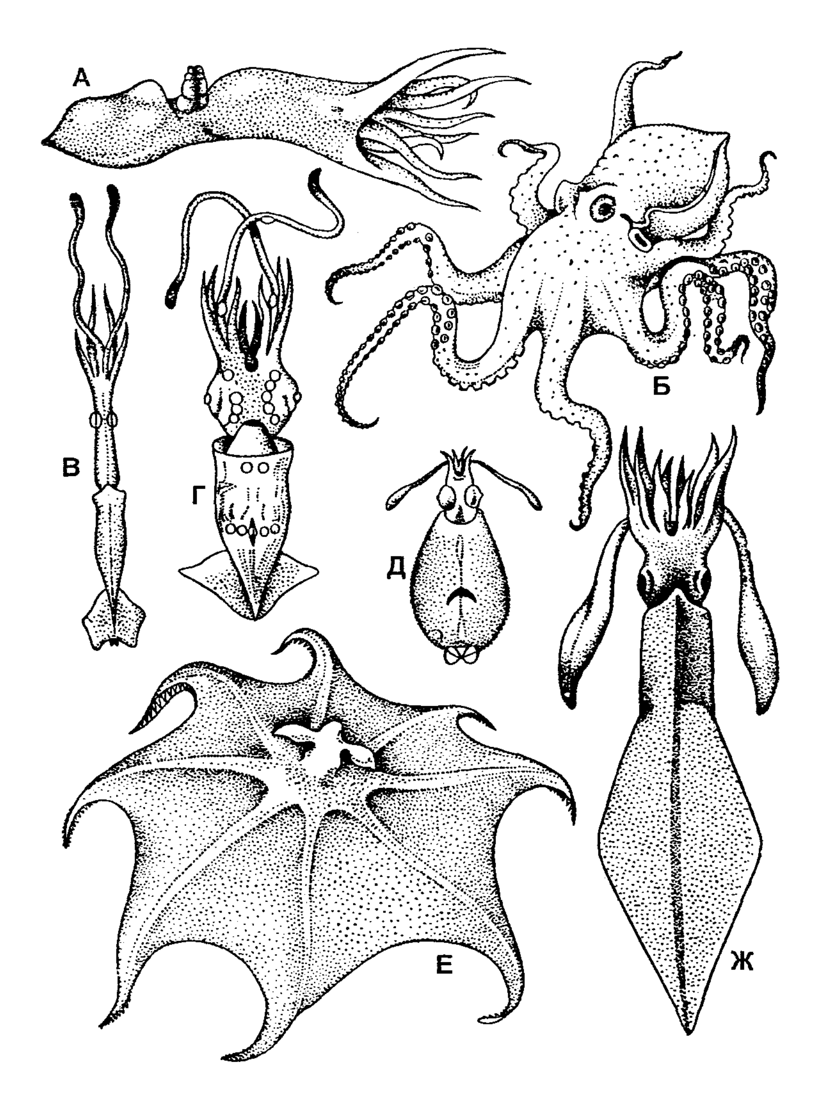


Рис. 223. *Различные головоногие:*
А – Amphitretus pelagicus (глубоководный плавающий осьминог); Б – Benthoctopus profundorum (осьминог); В – Doratopsis sagitta (планктонный кальмар); Г – Lycoteuthis diadema (глубоководный пелагический кальмар со светящимися органами); Д – Cranchia scarba (планктонный кальмарчик); Е – Cirrothauma murrayi (донный, живущий на мягком грунте осьминог); Ж – Loligo edulis (пелагический кальмар) (по Хуну)

Количество щупалец у разных видов неодинаково. У одного из самых древних животных – кораблика, или наутилуса, щупалец много, причем их количество непостоянно. У наиболее высокоорганизованных форм число щупалец фиксировано и составляет восемь (отряд восьминогие) или десять (отряд десятиногие), причем у последних имеются восемь щупалец примерно одинаковой длины и двое более длинных с расширениями на конце. Внутренняя сторона щупалец несет многочисленные присоски (ловчие щупальца имеют присоски только на расширенных концах), которые по краям могут иметь роговую окантовку. Функции щупалец очень разнообразны, с помощью их животные охотятся, захватывают и удерживают добычу (у десятиногих захватывают два длинных щупальца, а все остальные удерживают), перемещаются по дну, защищаются от врагов, контактируют с другими особями, копулируют и т.д.

Мантия со всех сторон окружает тело, на спинной стороне она срастается со стенкой тела, а на брюшной стороне между мантией и телом образуется мантийная полость, куда открываются анальное, половые и почечные

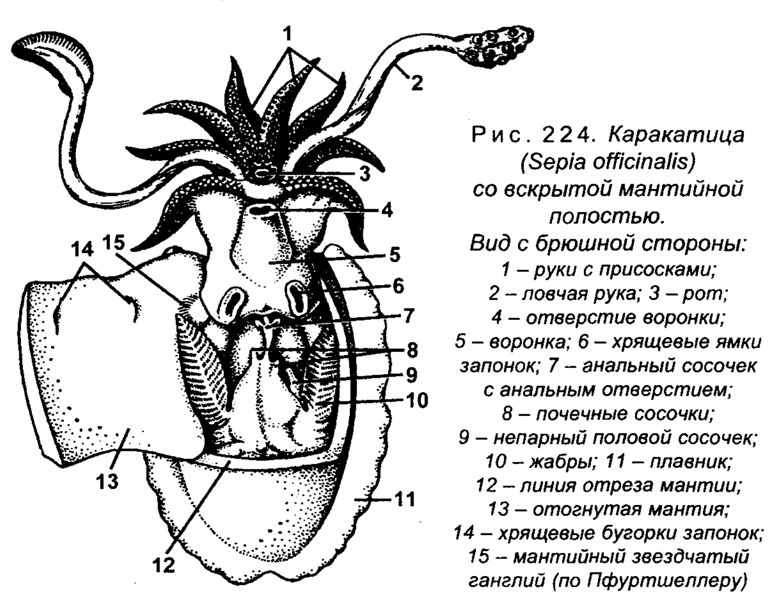


Рис. 224. *Каракатица (Sepia officinalis) со вскрытой мантийной полостью. Вид с брюшной стороны: 1 – руки с присосками; 2 – ловчая рука; 3 – рот; 4 – отверстие воронки; 5 – воронка; 6 – хрящевые ямки запонок; 7 – анальный сосочек с анальным отверстием; 8 – почечные сосочки; 9 – непарный половой сосочек; 10 – жабры; 11 – плавник; 12 – линия отреза мантии; 13 – отогнутая мантия; 14 – хрящевые бугорки запонок; 15 – мантийный звездчатый ганглий (по Пфуртшеллеру)*

отверстия, и находятся жабры – ктенидии (рис. 224). По бокам тела у многих видов образуются кожные складки, выполняющие функцию плавников.

Мантийная полость сообщается с окружающей средой через щелевидное брюшное отверстие, расположенное в области перехода туловища в голову. Эта щель замыкается посредством твердых бугров, находящихся на внутренней поверхности мантии (их еще называют запонками), которые сокращениями мускулатуры мантии прижимаются к конгруэнтным по форме ямкам на брюшной стороне туловища. При этом вода, находящаяся в мантийной полости, с силой выбрасывается во внешнюю среду через воронку. Напоминаем, что воронка происходит из ноги и представляет собой мышечную трубку, задний (более широкий) конец которой открывается в мантийную полость, а передний (суженный) – наружу. Ритмичные сокращения мышц мантии сопровождаются выбросом воды, что обеспечивает приток свежей воды к жабрам, а более частые движения толкают тело моллюска задним концом вперед за счет реактивной силы выбрасываемой из воронки струи воды. Таким образом, головоногие моллюски перемещаются в толще воды реактивным способом, при этом скорость передвижения может быть очень высокой.

Раковина сохраняется только у немногих видов головоногих моллюсков. Наиболее хорошо она выражена у кораблика, или наутилуса (рис. 225), у которого имеет вид спирали, закрученной в одной плоскости, открывающейся отверстием – устьем. Внутри раковина поделена поперечными

Рис. 225. *Кораблик Nautilus pompilius (подкл. Tetrabranchia) с распиленной раковиной:*
1 – головной капюшон; 2 – щупальца; 3 – воронка; 4 – глаз; 5 – мантия; 6 – внутренностный мешок; 7 – камеры; 8 – перегородки между камерами; 9 – сифон; 10 – стенка раковины (по Оуэну)

перегородками на несколько камер, причем развитие начинается в самой первой и маленькой камере (эмбриональной), затем образуются новые и все более обширные камеры и само животное находится в последней (ближайшей к устью) камере, которая является самой большой. Остальные камеры заполнены водой или воздухом. Поглощая дополнительно воду, наутилус становится более тяжелым и погружается в глубину, выделяя газ, он становится легче и всплывает. Камеры сообщаются между собой через отверстие в перегородке, через которые вдоль всех камер тянется вырост задней части тела – сифон.

У других видов раковина в той или иной степени подвергается редукции. Раковина спирулы, как и у наутилуса, состоит из многих камер, но она имеет значительно меньшие размеры (относительно самого животного) и со всех сторон окружена телом моллюска. У каракатицы она сохраняется в виде небольшой известковой пластинки, расположенной на спинной стороне под покровами тела. Остаток раковины у кальмаров представлен тонкой роговой пластинкой, также скрытой под покровами тела на спинной стороне. Большинство представителей отряда восьминогих вообще не имеют раковины. При этом у самок аргонавтов (из того же отряда) образуется вторичная раковина, в которой они вынашивают яйца, однако ее выделяет не мантия, а эпителий некоторых участков щупалец.

Покровы тела (*кожа*) образованы однослойным цилиндрическим эпителием, лежащим на базальной мембране, под которым лежит соединительная ткань (ее также называют кутисом) слоистой структуры. Под верхним волокнистым слоем располагается слой пигментных клеток, ниже – рыхлая соединительная ткань, в которой находятся пучки мышечных волокон и многочисленные кровеносные сосуды. Пигментные клетки бывают двух типов: крупные хроматофоры и мелкие иридоциты. Хроматофоры содержат много темного пигмента, к основанию каждого из них прикрепляются мышечные клетки, при сокращении которых хроматофоры растягиваются, из-за чего становятся тоньше и,

соответственно, светлее. Иридоциты отражают падающий свет благодаря наличию в цитоплазме блестящих телец – иридосом, что меняет яркость окраски. Вокруг пигментных клеток имеется много нервных окончаний, по которым передаются нервные импульсы. Головоногие моллюски обладают непревзойденной способностью быстро менять свою окраску; никто больше, включая хамелеонов, не может делать этого также легко и быстро.

Мышечная система развита очень хорошо, она образована многочисленными пучками гладких миоцитов, однако мышечные волокна мантии и щупалец имеют поперечную исчерченность. Часть мышц прикрепляется к боковым краям раковины (если она имеется), а также к элементам *внутреннего скелета*. Следует отметить, что внутренний скелет не имеет никакого отношения к раковине, а образован хрящами. Часть из них формируют *головную капсулу*, которая в виде кольца окружает головное скопление ганглиев, нервные стволы, кровеносные сосуды и пищевод. Выросты этого хряща окружают глаза и органы равновесия. Другие хрящи внутреннего скелета расположены в основании щупалец, в плавниках и некоторых других местах.

Пищеварительная система имеет довольно сложное строение (рис. 226). Она начинается с ротового отверстия, окруженного щупальцами, которое ведет

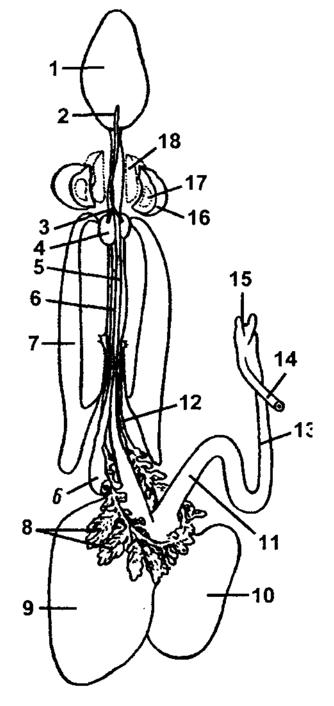


Рис. 226. *Пищеварительная система каракатицы (Sepia officinalis). Вид с брюшной стороны:*
1 – глотка; 2 – общий слюнной проток; 3 – слюнной проток; 4 – задняя слюнная железа; 5 – пищевод; 6 – головная аорта; 7 – печень; 8 – поджелудочная железа; 9 – желудок; 10 – слепой мешок желудка; 11 – тонкая кишка; 12 – печеночный проток; 13 – прямая кишка; 14 – проток чернильного мешка; 15 – анус; 16 – головная хрящевая капсула (разрезана); 17 – полость капсулы статоциста; 18 – нервное кольцо (разрезано) (по Резелеру и Лампрехту)

в мускулистую глотку. В глотке имеются две мощные роговые челюсти, напоминающие клюв попугая, с помощью которых моллюск разрывает добычу. Также в глотке находится язык с радулой, поддерживаемый радулярными хрящами, но функция терки несущественна. В глотку открываются протоки одной или двух пар слюнных желез. Слюна содержит пищеварительные ферменты, а секрет задних желез может быть токсичным. Сзади от глотки отходит пищевод, который у восьминогих часто образует местное расширение – зоб, где пища временно накапливается. Пищевод имеет довольно значительную длину и, не образуя изгибов, открывается в объемистый желудок, который подразделяется на собственно желудок (его правая часть) и слепой мешок (левая часть).

Внутренняя поверхность желудка образует многочисленные складки (особенно в области слепого мешка), выстланные железистым эпителием. В желудок впадают протоки печени, обычно состоящей из двух больших долей (лопастей), реже цельной (например, у осьминогов). На печеночных протоках располагаются гроздевидные выросты, которые представляют собой своеобразную поджелудочную железу. По печеночным протокам в желудок попадают секреты печени и поджелудочной железы, содержащие большое количество различных пищеварительных ферментов. В собственно желудке пища, смешанная со слюной, подвергается воздействию ферментов, но не всасывается. Затем пищевая кашица попадает в слепой мешок, полость протоков печени и поджелудочной железы, где продолжается полостное пищеварение и происходит всасывание. В этих органах также происходит фагоцитоз мелких пищевых частиц и осуществляется внутриклеточное пищеварение. Кроме того, в печени откладываются запасные вещества.

Неподалеку от места впадения пищевода в желудок от последнего отходит тонкая кишка, которая направляется вперед и переходит в прямую кишку, заканчивается анальным отверстием, открывающимся в мантийную полость на специальном сосочке брюшной поверхности туловища. В тонкую кишку из желудка

по особому ресничному желобку стенки желудка поступают непереваренные частицы пищи.

В самом конце прямой кишки в нее впадает проток чернильного мешка. Эта железа имеется только у головоногих моллюсков, она вырабатывает коричнево-черное вещество, которое в случае опасности выбрасывается животным и сильно окрашивает воду. Сам моллюск при этом обычно изменяет окраску и уходит незамеченным. Это вещество токсично, и, если животное выделяет чернильное облако, находясь в аквариуме, оно может погибнуть.

Головоногие являются хищниками, они охотятся на любых животных, с которыми могут справиться, демонстрируя при этом отменный аппетит. Свою добычу они схватывают щупальцами и затем умерщвляют мощными челюстями и ядом слюнных желез.

Дыхательная система имеет специализированные органы газообмена – жабры (ктенидии). В зависимости от количества жабр различают два подкласса – двужаберные и четырехжаберные. Ктенидии имеют двоякоперистое строение и располагаются по бокам туловища в мантийной полости. Общая поверхность газообмена у всех жаберных лепестков достаточно велика, например, у каракатицы она составляет около 1700 см^2, что обеспечивает поступление большого количества кислорода в кровь. Жабры постоянно омываются свежей водой, которая принудительно нагнетается в мантийную полость за счет сокращений хорошо развитой мускулатуры мантии.

Кровеносная система головоногих организована значительно сложнее и совершеннее, чем у других классов моллюсков. Для нее характерна высокая степень развития кровеносных сосудов, причем кровь из артерий, в основном, поступает в капилляры микроциркуляторного русла, после чего не изливается в лакунарные пространства полости тела, как это всегда происходит при незамкнутой кровеносной системе (напоминаем, что у моллюсков именно такая система), а направляется непосредственно в вены. Таким образом, кровеносная система головоногих моллюсков становится почти замкнутой.

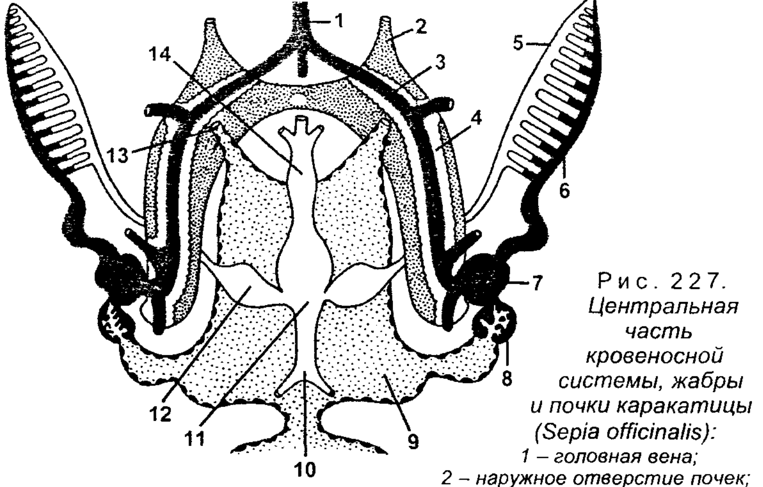


Рис. 227. Центральная часть кровеносной системы, жабры и почки каракатицы (*Sepia officinalis*): 1 – головная вена; 2 – наружное отверстие почек; 3 – полая вена; 4 – почка; 5 – уносящий жаберный сосуд; 6 – приносящий жаберный сосуд; 7 – венозное (жаберное) сердце; 8 – перикардиальная железа; 9 – перикардиальная полость; 10 – внутренностная аорта; 11 – желудочек; 12 – предсердие; 13 – рено-перикардиальное отверстие; 14 – головная аорта (черным обозначены сосуды, по которым циркулирует венозная кровь, белым – сердце и сосуды с артериальной кровью) (из Кестнера)

Сердце расположено в обширном перикардиальном отделе целома. Оно состоит из желудочка и расположенных по его бокам предсердий (рис. 227), причем количество предсердий соответствует числу жабр – у двужаберных их два, у четырехжаберных четыре. От переднего конца желудочка отходит головная или передняя аорта, от заднего конца – брюшная (ее также называют задней, или внутренностной) аорта, кроме того, от желудочка самостоятельно отходит половая артерия, но место ее отхождения у разных видов неодинаково. Головная аорта кровоснабжает голову и щупальца, брюшная – внутренние органы, половая артерия направляется к половым органам.

В стенках кровоснабжаемого органа артерии распадаются на капилляры, образующие хорошо развитое микроциркуляторное русло. Из капилляров кровь попадает в вены. В большинстве случаев сосуды не прерываются, а непосредственно переходят друг в друга (т.е. артерии переходят в капилляры, а капилляры – в вены), однако в отдельных местах кровь из капилляров

сначала изливается в полостные лакуны, а затем поступает в вены. Поэтому кровеносную систему головоногих нельзя считать полностью замкнутой.

От щупальцев венозная кровь собирается в кольцевую вену головы, после чего оттекает по головной вене, которая проходит рядом с головной артерией. Головная вена разделяется на дугообразные полые вены (их также называют приносящими жаберными сосудами), которые направляются к жабрам, принимая по пути венозные сосуды от мантии. В своей конечной части (непосредственно перед жабрами) стенки полых вен образуют расширения, которые, пульсируя, нагнетают кровь в жаберные сосуды, поэтому такие расширения еще называют венозными сердцами. Насыщенная кислородом артериальная кровь затем оттекает из жабр по выносящим сосудам и поступает в предсердия сердца.

Кровь головоногих моллюсков, находящаяся в сосудах, почти не имеет цвета, но при контакте с кислородом воздуха она синеет из-за наличия дыхательного пигмента гемоцианина, содержащего медь.

Выделительная система представлена почками, которые являются видоизмененными целомодуктами. Количество почек также соответствует числу жабр. Почки представляют собой обширные вытянутые мешки, расположенные по сторонам прямой кишки. В средней или задней части почки могут срастаться между собой. Внутренние концы почек открываются в перикардиальную полость, а наружные открываются отверстиями на особых сосочках по бокам от анального отверстия (см. рис. 224).

Функцию органов выделения также выполняют перикардиальные железы, которые находятся вблизи жаберных сердец. Кроме того, выведение излишних солей и продуктов обмена происходит в жабрах. Продуктом азотистого обмена у головоногих является аммиак.

Нервная система головоногих моллюсков организована очень сложно. Для центральной нервной системы характерна концентрация крупных ганглиев – церебральных, педальных, плевральных и париетальных – вокруг пищевода, при этом образуется общая окологлоточная

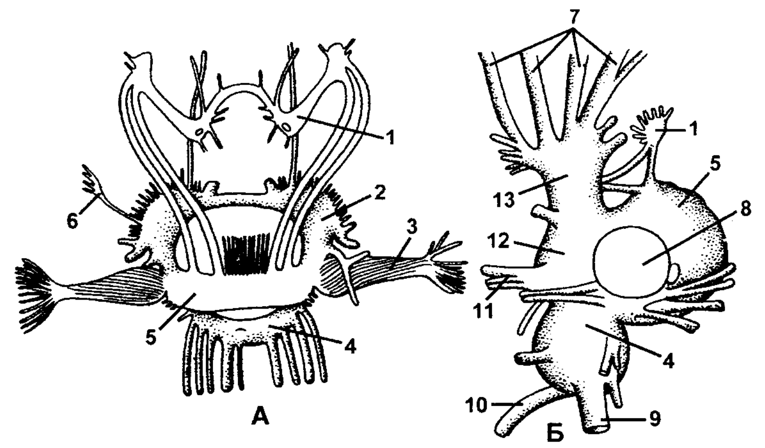


Рис. 228. *Центральная нервная система головоногих:*
А – Tetrabranchia (Nautilus), вид спереди; Б – Dibranchia (Sepia), вид сбоку; 1 – оуккальный ганглий; 2 – педальный ганглий; 3 – оптический нерв; 4 – висцеральный ганглий; 6 – церебральный ганглий; 6 – нерв, идущий к капюшону и щупальцам; 7 – нервы рук; 8 – место отхождения оптического нерва; 9 – мантийный нерв; 10 – нерв, идущий к внутренностям; 11 – нерв воронки; 12 – инфундибулярный ганглий; 13 – брахиальный ганглий; (12 и 13 – производные педального ганглия) (А – из Кестнера; по Гриффину; Б – из Кестнера; по Хиллигу; с изменениями)

масса нервной ткани, которую еще называют головным мозгом (рис. 228). Центральный отдел нервной системы защищен головной хрящевой капсулой. Общая относительная масса нервной ткани (по отношению к массе тела) у головоногих моллюсков сопоставима с относительной массой головного мозга рыб. Мозг головоногих имеет очень сложное строение. Скопления нейронов образуют многочисленные нервные центры, соединенные между собой проводящими путями. Высокая организация центральной нервной системы головоногих моллюсков позволяет им формировать в течение жизни условные рефлексы и обосновывает сложное поведение многих видов.

Наряду с соматическим отделом, в нервной системе также имеется хорошо организованный вегетативный (симпатический отдел), который состоит из ганглиев (например, буккальных, желудочных) и нервных сплетений. Симпатическая нервная система регулирует деятельность внутренних органов.

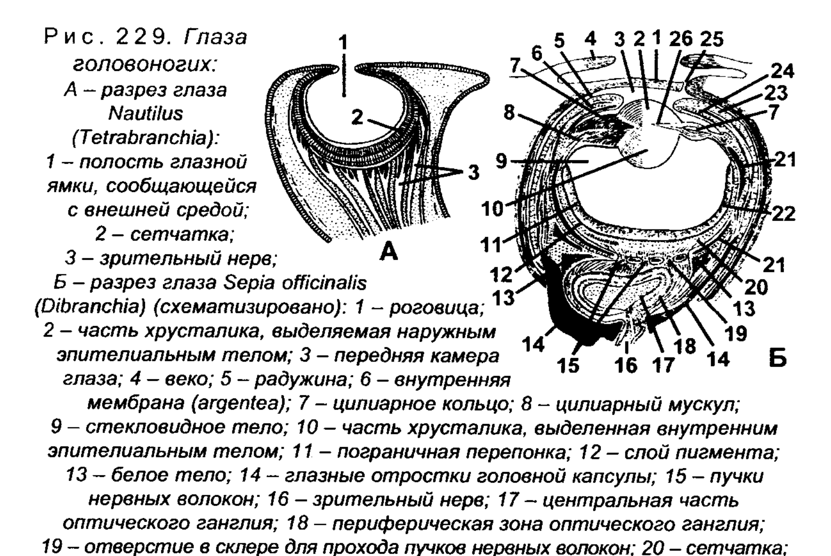


Рис. 229. *Глаза головоногих:*
А – разрез глаза Nautilus (Tetrabranchia): 1 – полость глазной ямки, сообщающейся с внешней средой; 2 – сетчатка; 3 – зрительный нерв;
Б – разрез глаза Sepia officinalis (Dibranchia) (схематизировано): 1 – роговица; 2 – часть хрусталика, выделяемая наружным эпителиальным телом; 3 – передняя камера глаза; 4 – веко; 5 – радужина; 6 – внутренняя мембрана (argentea); 7 – цилиарное кольцо; 8 – цилиарный мускул; 9 – стекловидное тело; 10 – часть хрусталика, выделенная внутренним эпителиальным телом; 11 – пограничная перепонка; 12 – слой пигмента; 13 – белое тело; 14 – глазные отростки головной капсулы; 15 – пучки нервных волокон; 16 – зрительный нерв; 17 – центральная часть оптического ганглия; 18 – периферическая зона оптического ганглия; 19 – отверстие в склере для прохода пучков нервных волокон; 20 – сетчатка; 21 – склера; 22 – внутренний слой сетчатки; 23 – наружная мембрана (argentea); 24 – хрящ радужины; 25 – пальпебральное отверстие; 26 – эпителиальное тело (А – из Гешелера, Б – по Генсеку, с изменениями)

Органы чувств у головоногих разнообразны и высокоразвиты. Особенно совершенны органы зрения, которые могут иметь различное строение. У наиболее примитивных четырехжаберных форм (наутилусов) глаз представляет собой обширную ямку, которая через сохранившееся отверстие сообщается с внешней средой (рис. 229).

Значительно выше организованные двужаберные головоногие (к ним относятся отряды восьми- и десятиногих) имеют глаза, которые по сложности близки глазам позвоночных животных. У них глазной пузырь полностью отшнурован от поверхности, нижняя его стенка становится сетчаткой, состоящей из очень крупных (до 0,5 мм в длину) фоторецепторных клеток (см. рис. 229) и промежуточных (опорных), лежащих между ними. Плотность фоторецепторных клеток в сетчатке очень велика, например, у кальмара их может насчитываться до 165 000 на 1 мм^2. Верхняя стенка пузыря срастается с покровным эпителием и образует внутреннее эпителиальное тело, которое формирует шаровидную прозрачную линзу – хрусталик. Вокруг хру-

сталика то же эпителиальное тело образует кольцевое цилиарное кольцо. По наружному краю к кольцу прикрепляются радиальные мышечные волокна цилиарной мышцы, противоположные концы этих волокон прикрепляются к хрящевой капсуле глаза — *склере*. При сокращении цилиарного мускула хрусталик выдавливается вперед и тем самым несколько удаляется от сетчатки. Таким образом достигается аккомодация глаза на предметы, находящиеся на различном расстоянии от моллюска. Внутри глазной пузырь заполнен стекловидным телом.

Над глазным пузырем нарастают две кольцевидные кожные складки. Первая из них (внутренняя) – *радужина* – сохраняет в центре отверстие – *зрачок*, через которое в глазной пузырь проникает свет, который проходит через хрусталик. В стенке радужины имеются поддерживающие хрящи и мышцы: дилататор и два сфинктера, сокращения которых приводят к увеличению или уменьшению размера зрачка. Вторая (наружная) кольцевая складка кожи образует прозрачную *роговицу*, которая прикрывает снаружи глаз. У большинства видов в боковой части роговицы имеется отверстие, посредством которого передняя камера глаза сообщается с окружающей средой. Полагают, что такое отверстие помогает уравновесить внешнее и внутреннее давление при быстром погружении животного в глубину. У некоторых головоногих (например, у отдельных каракатиц и осьминогов) вдобавок имеются кожные веки, которые, смыкаясь, закрывают глаз.

Под глазным пузырем находится очень крупный оптический ганглий, центральные отростки его клеток образуют короткий, но толстый зрительный нерв, направляющийся в мозг.

Глаза головоногих располагаются по бокам головы и имеют очень крупные размеры, например, у некоторых глубоководных кальмаров они достигают 40 см в диаметре. Кроме глаз, имеются внеглазные светочувствительные клетки, расположенные внутри тела моллюска. Полагают, что с их помощью животное может определять освещенные места.

Рис. 230. *Самец осьминога (Ocythoe catenulata) с гектокотилизированной рукой:*
1 – концевая нить гектокотиля; 2 – мешочек гектокотиля, внутри которого развивается нить; 3 – гектокотилизированная рука; 4 – воронка; 5 – руки (по Пельзнеру)

В головной капсуле имеется пара статоцистов, которые определяют положение тела в пространстве. Органами обоняния служат осфрадии, расположенные у основания ктенидиев, или парные обонятельные ямочки, расположенные под глазами. Вкус определяется чувствительными клетками, которые находятся по краям ротового отверстия и на присосках.

Половая система. Все головоногие моллюски раздельнополы, иногда у них выражен половой диморфизм. Например, самец аргонавтов значительно меньше самки, самцы каракатиц и осьминогов имеют гектокотилизированное щупальце (рис. 230), которое в процессе полового акта отрывается и сохраняется в теле самки. Свое название это щупальце получило от **Ж. Кювье**, который обнаружил их у самок, но принял за паразитов и назвал Hectocotilus. Половая железа у представителей обоих полов непарна, располагается в половом отделе целома, где накапливаются половые клетки. От половой железы отходят один или два половых протока, причем в эмбриональном периоде всегда закладываются парные протоки.

Строение половых протоков у разных видов имеет некоторые особенности. Так, у самца осьминога семенник находится в задней части тела. Накопленные сперматозоиды выводятся из полового участка целома по семяпроводу, который, расширяясь, образует семенной пузырек (рис. 231). Впереди семенной пузырек соединяется с предстательной железой и спермотофорным мешком, в котором в период размножения находятся длинные (например, у некоторых осьминогов до 80 см) узкие мешки цилиндрической формы — сперматофоры.

Рис. 231. *Мужская половая система осьминога: 1 – наружное отверстие; 2 – перерезанный мускул; 3 – сперматофорный мешок; 4 – предстательная железа; 5 – стенка целомического мешка; 6 – семенник; 7 – отверстие семяпровода; 8 – семяпровод; 9 – семенной пузырек; 10 – соединение семенного пузырька и предстательной железы со сперматофорным мешком; 11 – расширение полового канала (по Кювье)*

Каждый сперматофор имеет стенку, окружающую резервуар со сперматозоидами. Сперматофорный мешок открывается наружным отверстием в мантийную полость сбоку от анального отверстия.

Женская половая система состоит из яичника и отходящих от него яйцеводов (или одного яйцевода), а также одной или двух яйцеводных желез, расположенных по ходу яйцевода (рис. 232). Наружные отверстия яйцеводов также открываются в мантийную полость, при этом рядом с ними открываются протоки *нидаментальных желез*, секрет которых образует яйцевые оболочки.

При копуляции самец вводит половое щупальце в мантийную полость самки, к тому моменту в щупальце уже находятся сперматофоры (не совсем ясно, как они туда попадают). Щупальце отрывается и сохраняется в теле самки, при этом двигается и вводит сперматофоры в ее половое отверстие (рис. 233).

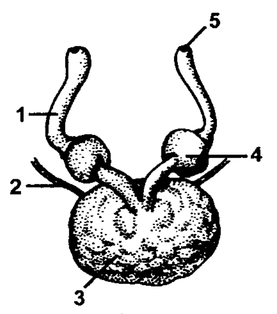


Рис. 232. *Тихоокеанский гигантский осьминог (Octopus dofleini). Женская половая система: 1 – яйцевод; 2 – связка, поддерживающая яичник; 3 – яичник (мешок целома, наполненный ооцитами); 4 – яйцеводная железа; 5 – женское половое отверстие (по А. В. Иванову и А. А. Стрелкову)*

Рис. 233. *Сперматофор каракатицы (Sepia officinalis):*
1 – закрученный конец сперматофора; 2 – различные части семяизвергательного аппарата; 3 – соединительный тяж; 4 – хитиноидная оболочка; 5 – резервуар с семенем (по Мильн-Эдвардсу)

Эмбриональное развитие головоногих полностью проходит в яйце, поэтому из него вылупляется миниатюрный моллюск. Таким образом, развитие у них прямое.

Многие головоногие заботятся о потомстве. Например, самки осьминогов сооружают гнездо и после откладки яиц ничего не едят, постоянно нагнетая свежую воду в гнездо, чтобы развивающиеся в яйцах эмбрионы не испытывали недостатка кислорода. Все животные, случайно оказавшиеся поблизости от гнезда, изгоняются самкой. После выхода молоди из яиц самка уже настолько обессиливает, что вскоре погибает.

Многие головоногие имеют полезное и вкусное мясо, благодаря чему являются объектом промысла. Рудиментарный остаток раковины каракатиц используется в качестве лекарственного ингредиента для некоторых лекарств. Жидкость чернильного мешка тех же каракатиц долгое время использовалась в качестве чернил для письма. И сейчас из этой жидкости изготовляют китайскую тушь и краску сепию.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Каково строение раковины у разных моллюсков?
2. Что представляет собой мантия моллюска?
3. Как организована нервная система различных моллюсков?
4. Для чего нужна радула?
5. Как организована кровеносная система различных моллюсков?
6. Как происходит размножение головоногих?
7. Каково значение моллюсков в природе и в жизни человека?

ТИП ХОРДОВЫЕ (CHORDATA)

Хордовые очень разнообразные животные, различные представители типа существенно отличаются друг от друга по своему внешнему виду, строению и образу жизни. В качестве временных или постоянных обитателей они освоили сушу, водоемы и воздушное пространство. Однако, несмотря на кажущуюся очевидной непохожесть, всех хордовых объединяет ряд характерных черт организации, среди которых главными являются следующие:

1) в качестве первичного осевого скелета имеется упругий несегментированный стержень – *хорда*. У некоторых низших хордовых она функционирует всю жизнь, у более высокоорганизованных присутствует только в начальных стадиях онтогенеза, после чего целиком или частично заменяется сегментированным позвоночным столбом;

2) расположенная над хордой полая нервная трубка, которая составляет центральную нервную систему хордовых; под хордой находится пищеварительная трубка;

3) расположенная под хордой пищеварительная трубка, передний отдел которой (глотка) сообщается с внешней средой посредством парных отверстий – жаберных щелей, которые пронизывают ее с боков. У первичноводных хордовых жаберные щели сохраняются в течение всей жизни, у наземных форм – только на ранних этапах развития.

Кроме этих основных признаков, которые являются уникальными, тип характеризуют и ряд других, присущих, наряду с хордовыми, и некоторым другим типам:

1) хордовые – многоклеточные, трехслойные животные с билатеральной симметрией тела;

2) хордовые – вторичноротые животные, поскольку ротовое отверстие у них прорывается самостоятельно в ходе эмбрионального развития, а на месте гастропора образуется анальное отверстие;

3) хордовые – вторичнополостные животные, поскольку у них в толще среднего зародышевого листка – мезодермы – образуется вторичная полость тела – цело́м;

4) для хордовых характерна сегментация многих органов, особенно заметная у низших форм и на личиночной стадии развития.

Тип делится на три подтипа: личиночно-хордовые, бесчерепные и черепные. Ниже мы подробно рассмотрим их, за исключением личиночно-хордовых.

Подтип Бесчерепные (Acrania)

Все бесчерепные являются некрупными морскими животными, большинство из них обитают на мелководьях с илистым или песчаным дном. Обычно они зарываются в донный грунт, оставляя на поверхности только передний конец тела. Лишь небольшое количество видов свободно плавают в толще воды, т.е. ведут пелагический образ жизни. Организация бесчерепных относительно примитивна, однако у них имеются все основные признаки типа хордовых, причем эти признаки не исчезают в ходе онтогенеза.

Для бесчерепных характерно отсутствие выраженной головы, наличие атриальной (окложаберной) полости. Во внутреннем строении отмечается сегментация мышечной, выделительной и половой систем. Сердце отсутствует, нервная трубка не дифференцирована на спинной и головной мозг, органы чувств развиты слабо. В настоящее время известно около 30 видов, все они относятся к единственному классу головохордовые (Cephalochordata). Ниже мы подробно рассмотрим организацию бесчерепных на примере ланцетника.

Ланцетник (Branchiostoma lanceolatum). Внешнее строение. Ланцетник (*лат.* lancea – копье) имеет уплощенное с боков полупрозрачное тело, сужающееся к обоим концам (рис. 234). Голова не выражена, вдоль спины тянется невысокий и тонкий спинной плавник, который кзади расширяется и переходит в заостренный хвостовой плавник. Такое строение тела напоминает ланцет – режущий хирургический инструмент, что и дало название животному. На переднем конце имеется обширное предротовое отверстие, окруженное многочисленными

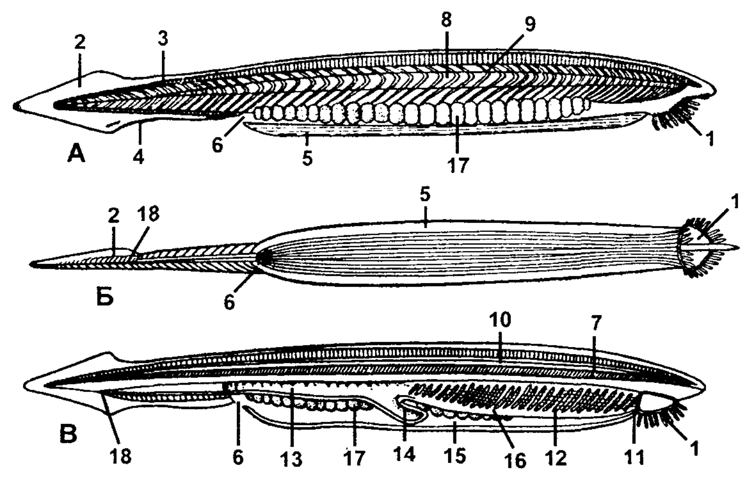


Рис. 234. *Ланцетник:*

А – вид сбоку; Б – вид снизу; В – сагиттальный разрез; 1 – предротовое отверстие, окруженное щупальцами; 2 – хвостовой плавник; 3 – спинной плавник; 4 – подхвостовой плавник; 5 – метаплевральная складка; 6 – атриопор; 7 – хорда; 8 – миомер; 9 – миосепта; 10 – нервная трубка; 11 – парус; 12 – жаберные щели; 13 – кишка; 14 – печень; 15 – околожаберная полость; 16 – эндостиль; 17 – половые железы; 18 – анальное отверстие (по Грегори)

щупальцами. Кзади от него вдоль боков снизу простираются метаплевральные складки, которые, срастаясь, формируют *атриальную полость*. В задней трети тела атриальная полость сообщается с внешней средой через *атриопор*, или *атриальное отверстие*. В области хвостового плавника находится анальное отверстие.

Анатомия. Двуслойные *покровы тела* образованы однослойным эпидермисом (который у ланцетника покрыт кутикулой) и нижележащим кориумом, или кутисом, состоящим из студенистой ткани. В эпидермисе встречаются бокаловидные железистые клетки.

Скелет ланцетника представлен хордой, которая в виде эластичного тяжа простирается вдоль тела животного до переднего конца дальше нервной трубки, поэтому бесчерепных еще называют головохордовыми. Хорду окружает слой соединительной ткани, от которой кверху отходят выросты, защищающие нервную трубку (рис. 235). Кроме того, соединительнотканные волокнистые отростки этой оболочки, не содержащие клеточных элементов,

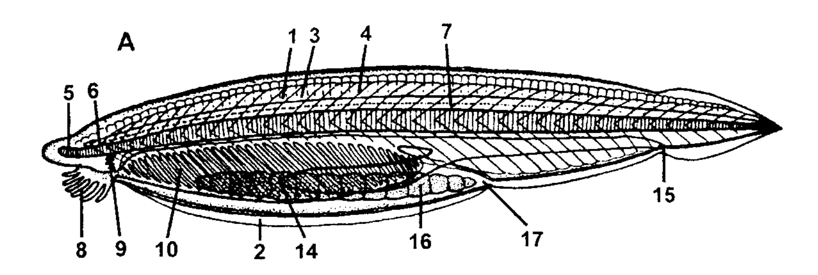


Рис. 235. *Строение ланцетника: А – общая схема; Б – поперечный срез в области глотки; 1 – плавниковая складка; 2 – метаплевральные складки; 3 – миомеры; 4 – миосепты; 5 – хорда; 6 – нервная трубка; 7 – глазки Гессе; 8 – предротовые щупальца; 9 – парус; 10 – глотка; 11 – атриальная полость; 12 – эндостиль; 13 – наджаберная бороздка; 14 – печеночный вырост; 15 – анальное отверстие; 16 – гонады; 17 – атриопор (по С. И. Левушкину и соавт.)*

образуют миосепты, разделяющие мышцы, и создают каркас в области жаберных щелей. Опорные структуры, заполненные студенистой тканью, имеются в плавниках, стенках предротовой воронки и щупальцах.

Мускулатура ланцетника сегментирована на всем протяжении тела. Отдельные мышечные группы (миомеры) разделены миосептами, которые, как мы уже говорили, сообщаются с соединительнотканной оболочкой хорды и происходят из нее. Миомеры располагаются вдоль тела по бокам от хорды. Они имеют вид отдельных, вставленных друг в друга конусов. Поскольку миомеры правой и левой сторон расположены асимметрично (т.е. напротив миомера одной стороны находится задняя и передняя половины соседних миомеров другой стороны), животное может сильно изгибать свое тело. Соматическая мускулатура, образованная поперечнополосатой мышечной тканью,

иннервируется периферическими нервами, отходящими от нервной трубки. Относительно простая организация мышечной системы позволяет ланцетнику совершать несложные движения при плавании или рытье грунта.

Пищеварительная и дыхательная системы у ланцетника связаны между собой анатомически. Ротовое отверстие располагается на переднем конце тела в глубине предротовой воронки, которая окружена щупальцами. Вокруг самого ротового отверстия имеется кольцевая перепонка, называемая *парусом* (см. рис. 235-А). Мышечные элементы стенки паруса регулируют ширину ротового отверстия, т.е. действуют как сфинктер. Впереди от паруса находятся короткие щупальца, покрытые мерцательным эпителием, – это *мерцательный орган*, функцией которого является нагнетание воды в глотку, позади паруса – также короткие щупальца, которые не пропускают в пищеварительную трубку крупные частицы, т. е. выполняют функцию цедильного аппарата (фильтра).

Пищеварительный тракт начинается длинной глоткой, боковые стенки которой пронизаны многочисленными (до 150 пар) косо расположенными жаберными щелями. Деятельность мерцательного органа паруса и ресничного эпителия, выстилающего внутреннюю поверхность межжаберных перегородок, создает постоянный ток воды, которая поступает извне через ротовое отверстие в глотку, выходит из нее через жаберные щели в атриальную (окolожаберную) полость и удаляется во внешнюю среду через атриопор. Когда вода омывает межжаберные перегородки, происходит газообмен между проходящей водой и кровью, которая течет по тонким сосудам перегородок. Кожные складки, ограничивающие с боков околожаберную полость, предохраняют от засорения жаберный аппарат ланцетника, тем более что он постоянно зарывается в грунт. Кроме того, кислород поступает в организм животного через поверхность тела в процессе кожного газообмена.

Пищевые частицы, а ими для ланцетника являются взвешенные в воде частицы детрита и фитопланктон, задерживаются в глотке. Для этого в ней имеются желобки, выстланные слизистыми и ресничными клетками.

По вентральной стороне глотки тянется самый крупный желобок – *эндостиль*, или *поджаберная борозда*. Реснички гонят слизь вдоль него по направлению к ротовому отверстию, там желобок раздваивается, огибает глотку изнутри с двух сторон и продолжается кзади в виде *наджаберной борозды*. Более мелкие желобки в виде полуколец располагаются вдоль межжаберных перегородок, наверху они также переходят в наджаберную борозду. Пищевые частицы, прилипнув к слизистому покрову эндостиля, гонятся ресничками вперед, затем, обогнув глотку, переходят в наджаберную бороздку и по ней движутся назад и попадают в кишку.

Кишка у ланцетника почти прямая, она не дифференцирована на специализированные отделы и заканчивается анальным отверстием вблизи основания подхвостового плавника. В начальной части кишки от ее вентральной (брюшной) стороны отходит в переднем направлении печеночный вырост, заканчивающийся слепо. Расщепление и всасывание проходит в кишке и в печени. При этом имеет место как полостное пищеварение, посредством ферментов, выделяемых в просвет кишки и полой печени, так и внутриклеточное, посредством фагоцитоза, что является примитивным признаком и в большей степени свойственно беспозвоночным животным. Часть тела ланцетника, расположенная позади глотки, содержит более обширную вторичную полость (целом), занимающую пространство между стенкой тела и кишкой.

Кровеносная система замкнутая, но устроена примитивно, сердце отсутствует (рис. 236). Венозная кровь собирается в венозный синус, от которого вперед направляется брюшная аорта. Этот сосуд располагается под глоткой и выполняет насосную функцию, поскольку его стенки периодически сокращаются и гонят кровь в парные приносящие жаберные артерии, большое количество которых (по числу межжаберных перегородок) отходит от брюшной аорты. Основание приносящих жаберных артерий расширено и также пульсирует, поэтому эти сосуды еще называют «жаберными сердцами». Следует отметить, что жаберные артерии не распадаются на капилляры. Когда кровь проходит по жаберным сосудам, происходит

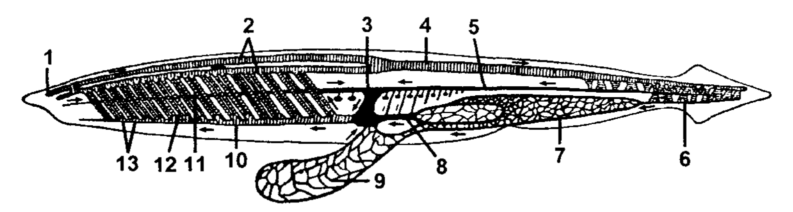


Рис. 236. *Схема кровеносной системы ланцетника:*
1 – сонная артерия; 2 – корни спинной аорты; 3 – левый кювьеров проток; 4 – спинная аорта; 5 – левая задняя кардинальная вена; 6 – хвостовая вена; 7 – подкишечная вена; 8 – вена околожаберной полости; 9 – воротная система печени; 10 – брюшная аорта; 11 – левая передняя кардинальная вена; 12 – жаберные артерии; 13 – расширенные основания жаберных артерий (по Ниршатрассу)

газообмен с водой, омывающей межжаберные перегородки, и кровь, обогащаясь кислородом, становится артериальной. Из перегородок выходят выносящие жаберные артерии, несущие артериальную кровь, и впадают в парные корни аорты, проходящие над глоткой. Впереди от корней аорты отходят сонные артерии, кровоснабжающие передний отдел тела, а сзади корни соединяются, образуя спинную аорту, которая направляется назад и по ходу отдает сосуды ко всем участкам тела, где осуществляется тканевой газообмен. При этом артериальная кровь становится венозной. Следует отметить, что у ланцетников отсутствует настоящее микроциркуляторное русло, состоящее из капилляров с однослойной стенкой, поскольку кровь из мелких артерий попадает в межклеточные пространства, лишенные собственной стенки, откуда она поступает в вены. Однако система полостных лакун, как это свойственно членистоногим, не образуется, поэтому кровеносную систему ланцетника принято считать замкнутой.

Венозная кровь от передней части тела собирается в передние кардинальные вены (правую и левую), а от задней части тела – в задние кардинальные вены. Правая передняя вена сливается с правой задней, а левая передняя – с левой задней, при этом образуются соответственно правый и левый кювьеровы протоки, относительно широкие, но тонкостенные, впадающие в венозный синус.

Отдельный путь проходит венозная кровь, оттекающая от органов пищеварения. Она содержит много токсичных веществ и больше, чем в других сосудах,

моносахаридов. Эта кровь собирается в подкишечную вену, которая направляется в печень, в ее стенках (у ланцетника печень полая) распадается на капилляры, образуя воротную систему печени. Напомним обычный путь крови: артерия → капилляры → вена, если при этом вена по своему ходу повторно образует микроциркуляторное русло и распадается на капилляры, то образуется воротная система, при этом кровь идет по такому пути: артерия → капилляры → вена → капилляры → вена. Проходя через печень, кровь очищается от вредных веществ, а из моносахаридов синтезируется нерастворимый гликоген, который не смещает осмотическое равновесие. Очищенная кровь покидает печень по печеночной вене, впадающей затем в венозный синус, из которого, как мы уже говорили, венозная кровь поступает в брюшную аорту.

Кровь ланцетника не содержит ни форменных элементов, ни дыхательных пигментов и поэтому бесцветна. Транспортируемые газы растворены непосредственно в плазме и в процессе газообмена (жаберного и тканевого) просто диффундируют в соответствии с градиентом концентрации.

Выделительная система представлена метанефридиями, которые по своему строению во многом сходны с органами выделения кольчатых червей. Каждый нефридий представляет собой короткую изогнутую трубочку, которая одним концом обращена в полость тела (напоминаем, что у хордовых вторичная полость тела – целóм), а другим – в атриальную полость (рис. 237). Обращенная в целом часть нефридия имеет отверстия – *нефростомы* (*греч.* nephros – почка, stoma – рот), прикрытые длинными булавовидными клетками – *соленоцитами* (греч. solen – трубка, kytos – сосуд, клетка) с тонким канальцем внутри. В канальце находится мерцательный волосок, биение которого гонит жидкость, поступившую в соленоцит из целома, в трубочку нефридия, которая при этом выводится через отверстие в окоможаберную полость, а оттуда во внешнюю среду. Таким образом удаляются вредные продукты метаболизма.

Все нефридии (а их насчитывается около ста пар – по одному на две жаберные щели) находятся над глоткой.

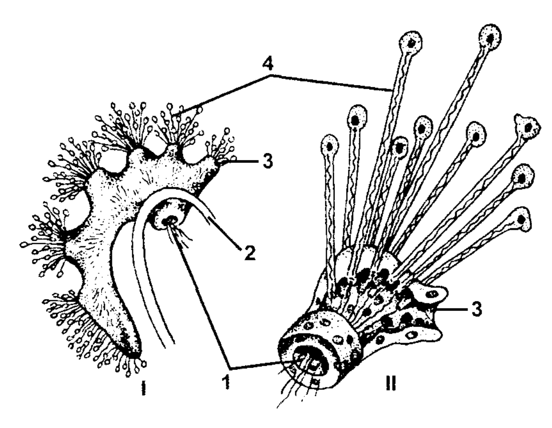


Рис. 237. *Метанефридий ланцетника: I – целый каналец с многими нефростомами и соленоцитами; II – часть почечного канальца с сидящими на ней десятью соленоцитами: 1 – отверстие в атриальную полость; 2 – верхний конец жаберной щели; 3 – отверстие в целом; 4 – соленоциты (по Шмальгаузену, с изменениями и дополнениями)*

Среди них выделяется нефридий Гатчека, содержащий большое количеств соленоцитов, расположенных вблизи обширного сосудистого сплетения. Метанефридии имеют эктодермальное происхождение.

Нервная система подразделяется на центральную и периферическую. Центральная нервная система (ЦНС) представлена полой нервной трубкой, расположенной над хордой, которая образуется в эмбриональном периоде в процессе нейруляции из дорзальной эктодермы. На спинной стороне трубки хорошо заметен след срастания ее краев, или срастание неполное. У ланцетника еще нет разделения нервной трубки на головной и спинной мозг, как это наблюдается у всех черепных. Однако в переднем отделе нервная трубка несколько расширяется (эту область еще называют «мозговым пузырем»), также расширяется и невроцель (полость нервной трубки), образуя *желудочек*. Повреждение этого отдела ведет к нарушению координации движений. Вдоль нервной трубки располагаются особые нейроны – клетки Роде, дендриты которых образуют синапсы с чувствительными волокнами спинного корешка, а аксоны связаны между собой. Эти клетки распространяют импульсы по всей нервной трубке, т.е. выполняют функцию проводящих путей.

Периферическая нервная система образована нервами, метамерно отходящими от нервной

трубки, и их волокнами. При этом с каждой стороны от нервной трубки отходят по два корешка – спинной и брюшной, которые, в отличие от черепных, не соединяются в единый нерв. Количество нервов соответствует числу мышечных сегментов (миомеров), при этом отхождение корешков на правой и левой половинах тела асимметрично и соответствует асимметрии миомеров (см. выше).

Спинной корешок является смешанным, его чувствительные волокна образуют сплетения в коже, а двигательные иннервируют гладкую мускулатуру внутренних органов. Интересно, что у ланцетника отсутствуют чувствительные ганглии и тела чувствительных нейронов (т.е. первые нейроны любой рефлекторной дуги) располагаются непосредственно в ЦНС. Брюшной корешок является двигательным, от него отходят волокна к мышечным клеткам соответствующего миомера. Первые две пары нервов называются *головными*, а все остальные – *спинномозговыми*, что, конечно, чисто условно, поскольку (напоминаем) у ланцетника ЦНС не разделена на головной и спинной мозг.

Органы чувств у ланцетника развиты слабо, что, видимо, связано с его малоподвижным образом жизни. В эпидермисе рассеяны чувствительные клетки. Настоящих глаз нет, однако имеются светочувствительные *глазки Гессе*, состоящие из двух клеток – светочувствительной и расположенной под ней пигментной. Эти образования локализуются по краям невроцеля вдоль нервной трубки. К области невропора (отверстия на переднем конце нервной трубки, которое у взрослых животных зарастает) прилегает орган обоняния – ямка Келликера, открывающаяся на поверхности переднего конца тела.

Половая система представлена многочисленными (около 25 пар) гонадами, расположенными в полости тела вдоль атриальной полости (см. рис. 235) на уровне задней половины глотки и начального отдела кишки. Ланцетники являются раздельнополыми животными, но внешний вид мужских и женских половых желез очень схож (пузырьки с толстыми стенками).

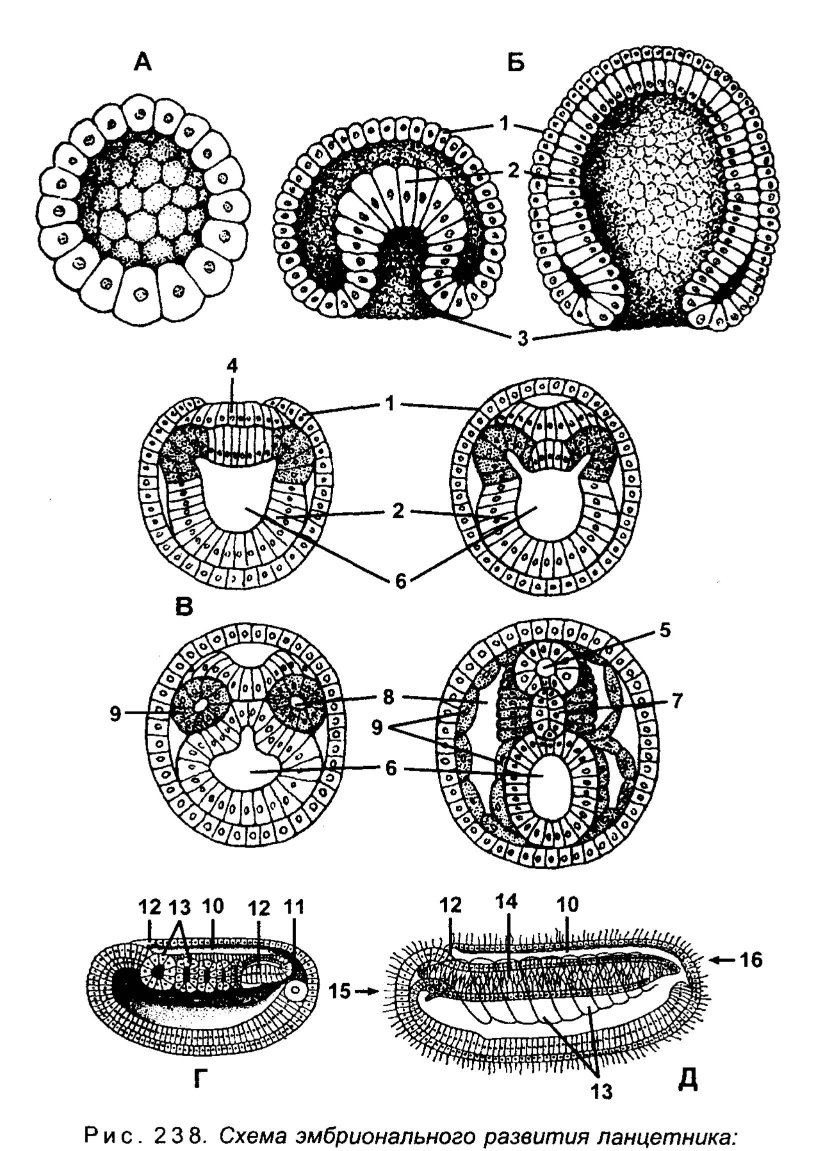


Рис. 238. *Схема эмбрионального развития ланцетника:*
А – бластула; Б – гаструла; В – дифференцировка зародышевых листков; Г и Д – образование мезодермы, хорды и нервной системы; 1 – эктодерма; 2 – энтодерма; 3 – бластопор; 4 – нервная пластинка; 5 – нервная трубка; 6 – полость кишечника; 7 – хорда; 8 – целом; 9 – мезодерма; 10 – нервный канал; 11 – нервно-кишечный канал; 12 – невропор; 12 – складка мезодермы; 13 – целомические мешки; 14 – хорда; 15 – место будущего рта; 16 – место будущего заднего прохода

До сих пор не известно, каким образом созревшие гаметы попадают в атриальную полость. По мнению ряда ученых, это происходит в результате разрыва стенки тела и половой железы, другие считают, что половые протоки все-таки образуются, но временно – на момент выхода половых продуктов. Так или иначе, половые продукты оказываются в атриальной полости и выводятся из нее током воды через атриопор. Оплодотворение и развитие происходит во внешней среде.

В отличие от взрослых особей, личинки вначале ведут свободноплавающий образ жизни (перемещаются в воде при помощи ресничек, которые покрывают все тело) и питаются планктоном. Развитие органов у личинки протекает асимметрично. Например, ротовое отверстие расположено на левой стороне, а жаберные щели левой стороны развиваются на брюшной стороне и только потом перемещаются в нужное место (на правой стороне жаберные щели появляются позже и на своем месте). У личинки отсутствует предротовая воронка и околожаберная полость (атриальная), поэтому жаберные щели открываются непосредственно во внешнюю среду. В последующем образуются и срастаются метаплевральные складки, формируя атриальную полость. На поздних этапах развития личинка опускается на дно. Продолжительность личиночной стадии составляет примерно три месяца. Схема эмбрионального развития ланцетника представлена на рис. 238.

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие признаки имеют хордовые?
2. Каково внешнее строение ланцетника?
3. Какое строение имеют покровы тела ланцетника?
4. Как происходит питание ланцетника?
5. Как организована выделительная система ланцетника?
6. Какое строение имеет кровеносная система ланцетника?
7. Как происходит развитие ланцетника?

Подтип Позвоночные (Vertebrata), или Черепные (Craniata)

Раздел Челюстноротые (Gnathostomata)

Надкласс Рыбы (Pisces)

Класс Хрящевые рыбы (Hondrichthyes)

В этот класс объединены рыбы, у которых в течение всей жизни сохраняется хрящевой скелет. У них по 5 – 7 жаберных отверстий, кожа покрыта плакоидной чешуей, отсутствует плавательный пузырь. Эти рыбы обитают в морях и океанах, в пресные водоемы (например, в реки) заходят редко. Размеры их от нескольких десятков сантиметров до 18 метров. Всего насчитывается около 600 видов хрящевых рыб, которые подразделяются на два подкласса: пластинчатожаберные и химеровые, или цельноголовые.

ПОДКЛАСС ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫЕ (ELASMOBRANCHII)

Большинство хрящевых рыб, а именно акулы и скаты, принадлежат этому подклассу.

Внешнее строение. Форма тела у акул торпедообразная, туловище немного сплюснуто в дорзовентральном направлении. У скатов дорзовентральное уплощение тела выражено значительно сильнее, что весьма выгодно для донного образа жизни. Подавляющее большинство скатов являются обитателями дна, и лишь немногие виды, например скат манта, ведут пелагический образ жизни. Тело нечетко разделено на голову, туловище и хвост (рис. 239).

У большинства видов этого подкласса на переднем конце головы имеется вырост – *рострум*, или *рыло*. По бокам головы располагаются глаза, несколько позади и выше них находятся брызгальца. Ротовое отверстие в форме поперечной щели находится на нижней стороне головы, впереди рта располагаются парные ноздри, а позади – пять пар вертикальных жаберных щелей.

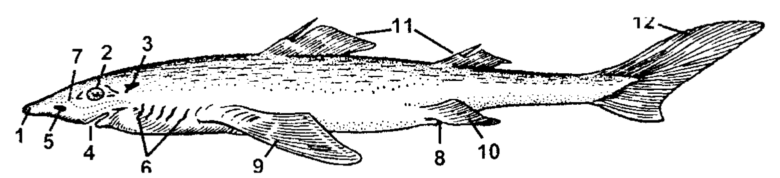


Рис. 239. *Внешний вид колючей акулы (катрана):*
1 – рыло; 2 – глаз; 3 – брызгальце; 4 – рот; 5 – ноздря; 6 – жаберные щели; 7 – отверстия органа боковой линии; 8 – клоака; 9 – грудной плавник; 10 – брюшной плавник; 11 – спинные плавники; 12 – хвостовой плавник (по Н.Н. Карташеву и соавт.)

Туловищный отдел включает в себя часть тела от последней жаберной щели до отверстия клоаки, ее отверстие находится на нижней поверхности тела вблизи хвоста; далее продолжается хвостовой отдел тела.

Конечности рыб представлены плавниками, которые могут быть парными или непарными. Грудные и брюшные плавники являются парными, оба спинных (передний и задний) плавника непарные. У самцов акул на внутренних частях брюшных плавников образуются пальцевидные выросты, которые помогают при копуляции. Хвостовой плавник имеет неодинаковые лопасти – верхняя значительно больше и в нее заходит часть позвоночного столба. Такой тип называется *гетероцельным*.

Основным органом движения (движителем) является хвостовой плавник, боковые движения которого определяют поступательное движение тела. Такой способ перемещения очень эффективен (так, например, он более чем в 1,5 раза эффективнее гребного винта судов). Парные плавники позволяют рулить, а все непарные обеспечивают равновесие тела. У великолепных пловцов – акул – обтекаемая форма тела сочетается с выпуклой спинной и уплощенной брюшной частями, что придает телу дополнительную подъемную силу. Это важно, поскольку хрящевые рыбы не имеют плавательного пузыря, а относительная масса их тела превышает массу воды (удельная масса тела у акул и скатов примерно 1,02 – 1,08), поэтому без движения они медленно погружаются в воду и в прямом смысле слова могут утонуть.

У хрящевых рыб, ведущих малоподвижный донный образ жизни (скатов), хвостовой плавник в значительной степени редуцируется, при этом пелагический скат манта перемещается не за счет движений хвоста, а за счет сильно развитых грудных плавников.

Анатомия. *Покровы тела* представлены двухслойной кожей. Наружный слой – эпидермис, эктодермального происхождения, как у всех позвоночных, многослойный. В эпидермисе располагаются многочисленные железистые клетки, секрет которых выделяется на поверхность кожи. Под эпидермисом, лежащем на базальной мембране, располагается плотная, волокнистая соединительнотканная дерма (кутис, дерма), имеющая мезодермальное происхождение. В дерме развиваются чешуи, которые покрывают кожу и выполняют, главным образом, защитную функцию. У хрящевых рыб чешуя *плакоидная*, каждая чешуя представляет собой округлую пластинку остеодентина (вещество, близкое к дентину зубов позвоночных), на которой возвышается зубец, направленный назад (рис. 240, 241). Зубец снаружи покрыт тонким слоем эмали, который, однако, выделяет не кориум, а эпидермис. Сама по себе такая чешуя – довольно грозное оружие, например, известно, что люди чаще всего страдают не от укусов акул, а от их кожи,

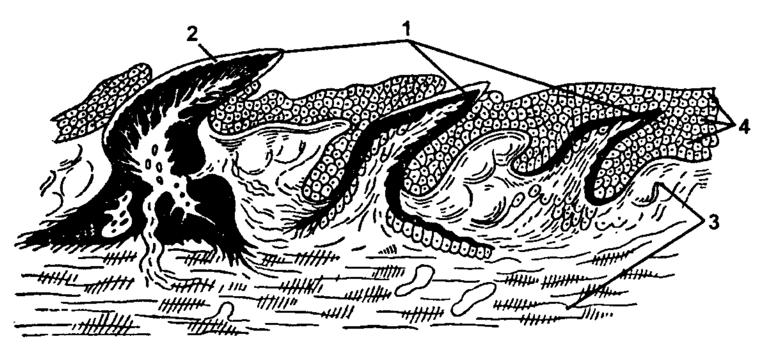


Рис. 240. *Продольный разрез через плакоидную чешую и кожу акулы:*

1 – плакоидные чешуи на разных стадиях развития (черным – дентин, белым – внутренняя полость, занятая мякотью); 2 – слой эмали; 3 – кутис; 4 – эпидермис (по Гудричу)

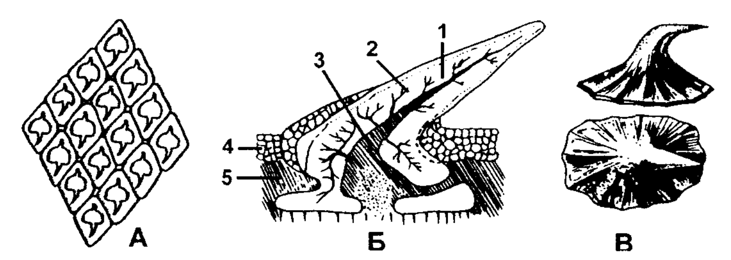


Рис. 241. *Плакоидная чешуя акулы:*
А – вид чешуи сверху; Б – срез через зубчик; В – внешний вид зубчика сбоку и сверху; 1 – дентин; 2 – твердый эмалеподобный поверхностный слой зубчика – витродентин; 3 – пульпарная полость; 4 – эпидермис; 5 – кориум (по Дину, с изменениями и дополнениями)

соприкосновение с которой приводят к серьезным повреждениям мягких тканей. Впрочем, акульи укусы также непосредственно связаны с плакоидной чешуей, т.к. чешуи, переходя на челюсти, становятся зубами. Поскольку чешуи постоянно образуются, сломанные зубы многократно сменяются новыми.

Скелет хрящевых рыб, как это следует из названия класса, хрящевой, он не окостеневает в течение всей жизни рыбы. Как и у всех позвоночных, скелет подразделяется на осевой и добавочный. К осевому скелету относятся опорные структуры позвоночного столба и черепа, к добавочному – хрящевые элементы поясов и свободных конечностей (рис. 242).

Осевой скелет. *Позвоночный столб*, образованный соединенными между собой позвонками, в эмбриональном периоде заменяет первичную опорную

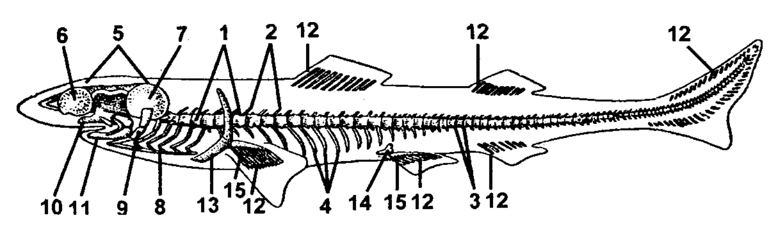


Рис. 242. *Скелет акулы (схематично):*
1 – позвонки; 2 – верхние дуги; 3 – нижние дуги; 4 – ребра; 5 – черепная коробка; 6 – обонятельная капсула; 7 – слуховая капсула; 8 – жаберная дуга; 9 – подъязычная дуга; 10 – нёбно-квадратный хрящ; 11 – меккелев хрящ; 12 – радиалии; 12 – плечевой пояс; 14 – тазовый пояс; 15 – базалии (по Шмальгаузену)

черепа. *Дно* и *крыша* представляют собой, соответственно, нижнюю и верхнюю стенки черепа. *Рострум* представлен хрящом ложковидной формы.

Висцеральный череп состоит из челюстного аппарата, подъязычной дуги и жаберных дуг. Он образуется из висцеральных дуг в стенках передней части кишечника и образует опору для него и жаберного аппарата. Первые две пары висцеральных дуг редуцируются, они представлены у хрящевых рыб губными хрящами. Третья пара преобразуется в челюстную дугу, которая с каждой стороны формирует по две пары хрящей: верхний парный хрящ (*нёбно-квадратный*) выполняет функцию верхней челюсти, нижний, тоже парный (*меккелев*), является нижней челюстью. Половинки обоих хрящей срастаются между собой, поэтому образуются цельные верхняя и нижняя челюсти.

Подъязычная дуга, образующаяся из четвертой пары висцеральных дуг, состоит из двух парных хрящей – *гиомандибуляре*, или *подвесок*, и *гиоида*, а также одного непарного – *копулы*, которая соединяет левый и правый гиоиды. Подъязычная дуга подвижно соединяет висцеральный череп с мозговым. Для этого гиомандибуляре в своей нижней части образует сустав в месте соединения верхней и нижней челюстей, а в верхней части образует сустав со слуховым отделом мозговой коробки. Такой тип сочленения мозгового и висцерального отделов черепа называется *гиостилией*. У немногих видов примитивных акул дополнительно имеется сочленение передней части нёбно-квадратного хряща с дном мозгового черепа, это называется *амфистилия*. Наконец у химер нёбно-квадратный хрящ полностью срастается с дном черепа – это *аутостилия*. Сзади подъязычной дуги находится остаток жаберной щели – *брызгальце*.

Позади подъязычной дуги расположены жаберные дуги, которых у большинства хрящевых рыб насчитывается пять пар, что соответствует числу жаберных щелей (у некоторых акул их может быть больше: 6 – 7). Каждая дуга образована четырьмя парными подвижно соединенными хрящами и непарной копулой, которая

их внизу объединяет. Копулы большинства акул сливаются в единую пластинку. На каждой жаберной дуге (за исключением последней) находятся жабры.

Добавочный скелет представляет собой скелет конечностей, которыми у всех рыб, в том числе и хрящевых, являются плавники (парные и непарные). Внутренней опорой для непарных плавников служит ряд палочковидных хрящей – *радиалий*, расположенный в мышцах тела. В толще самого плавника находятся многочисленные *эластиновые нити*, которые имеют кожное происхождение.

Парные плавники имеют дополнительную опору в теле животного, которой становятся пояса конечностей. В соответствии с названием парных плавников различают пояса передних и задних конечностей. Пояс передних конечностей (грудной, или плечевой, пояс) у хрящевых рыб образован цельным дугообразным хрящом, охватывающим тело снизу и с боков (рис. 245). Этот хрящ не соединяется с осевым скелетом и свободно лежит в мышцах тела. На правой и левой сторонах имеется по выступу, к которому прикрепляются хрящи свободной конечности. Часть хряща, расположенная выше этого выступа, называется *лопаточным отделом*, а нижележащая часть – *коракоидным*. Хрящи передней конечности образуют три отдела. Непосредственно к поясу прикрепляются три базальных хряща, или *базалии*, к которым, в свою очередь, прикрепляются

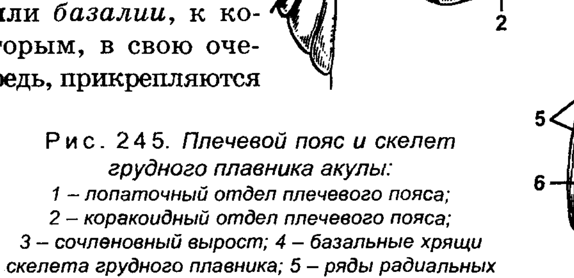


Рис. 245. *Плечевой пояс и скелет грудного плавника акулы:*
1 – лопаточный отдел плечевого пояса;
2 – коракоидный отдел плечевого пояса;
3 – сочленовный вырост; 4 – базальные хрящи скелета грудного плавника; 5 – ряды радиальных хрящей; 6 – эластотрихни
(по Н. Н. Карташеву и соавт.)

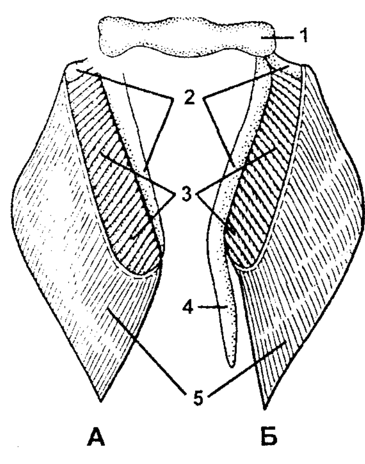


Рис. 246. Тазовый пояс и скелет брюшных плавников акулы:
А – плавник самки; Б – плавник самца;
1 – тазовая пластинка; 2 – базальный хрящ брюшного плавника;
3 – радиальные хрящи;
4 – копулятивный вырост базального хряща брюшного плавника самца;
5 – эластиновые нити
(по Н. Н. Карташеву и соавт.)

радиалии, образующие несколько последовательных рядов. Наконец к дистальному отделу радиалий прикрепляются тонкие и длинные эластиновые нити, составляющие непосредственную опору для парных грудных плавников – свободных передних конечностей.

Пояс задних конечностей (брюшной, или тазовый, пояс) является внутренней опорой свободных задних конечностей, которыми являются парные брюшные плавники. Этот пояс устроен проще, чем пояс передних конечностей, и представляет собой палочковидный хрящ, лежащий поперек тела перед клоакой (рис. 246). С каждой стороны (справа и слева) к хрящу прикрепляется по одной базалии, к наружному краю которой крепятся радиалии свободной задней конечности (брюшного плавника). Внутренней опорой самого плавника также являются эластиновые нити. У самцов акул удлиненные базалии брюшных плавников образуют копулятивный орган.

Мышечная система представлена поперечнополосатой соматической (скелетной) мускулатурой и гладкой мускулатурой внутренних органов и сосудов. Соматическая мускулатура происходит из миотомов сомитов, она подразделяется на мышцы туловища, головы и конечностей (плавников). Лучше всего развита туловищная мускулатура, на долю которой приходится значительная часть массы тела. Для рыб характерна сегментация туловищных мышц. Сегменты отделены друг от друга тонкими соединительнотканными септами. Каждый сегмент – миомер – S-образно изогнут.

Мышцы туловища располагаются по бокам тела, особенно много их на спинной стороне. Попеременно сокращаясь, мышцы правой и левой сторон выполняют функцию локомоторного органа, при этом по телу рыбы в переднезаднем направлении проходят волны и хвост отталкивает воду назад, что обеспечивает поступательное движение вперед.

Мышцы головы приводят в движение челюстной аппарат, а мышцы конечностей управляют движениями плавников. Специализированные мышечные пластинки преобразуются в электрические органы, которыми обладают некоторые хрящевые рыбы (например, электрический скат способен генерировать разряд мощностью около 70 В).

Пищеварительная система состоит из пищеварительного тракта и пищеварительных желез. Пищеварительный тракт подразделяется на ротовую полость, глотку, желудок, тонкую и толстую кишку. Ротовое отверстие располагается на нижней стороне головы и ограничено челюстями, покрытыми многочисленными зубами. Напоминаем, что у хрящевых рыб зубы образуются из плакоидных чешуй (рис. 247). Они располагаются в несколько рядов (обычно 5 – 6, иногда больше – до 15), имеют коническую форму и обращены назад, что позволяет рыбе эффективно удерживать добычу. В течение жизни зубы могут несколько раз сменяться, в частности, подсчитано, что за 10 лет у акулы может смениться до 24 000 зубов.

Ротовая полость переходит в глотку, которая сообщается с внешней средой через жаберные щели в ее стенках. У некоторых акул (гигантской и китовой), питающихся планктоном, на жаберных дугах имеются густые тычинки, которые образуют цедильный аппарат.

Рис. 247. *Переход от плакоидной чешуи к зубам по краю ротового отверстия акулы:*
1 – плакоидная чешуя; 2 – закладка новых зубов; 3 – эмаль; 4 – дентин; 5 – зубы (по В. Н. Ярыгину и соавт.)

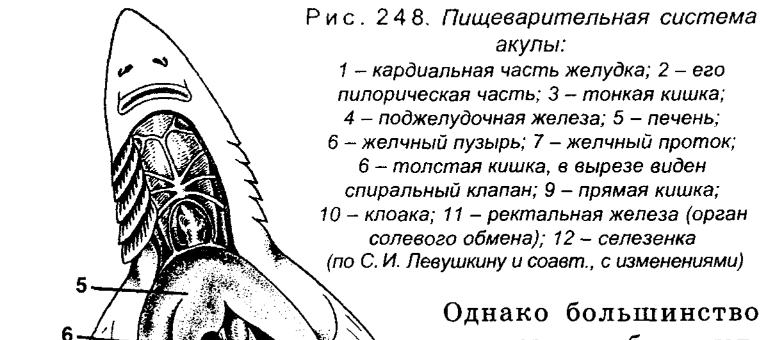


Рис. 248. *Пищеварительная система акулы:*
1 – кардиальная часть желудка; 2 – его пилорическая часть; 3 – тонкая кишка; 4 – поджелудочная железа; 5 – печень; 6 – желчный пузырь; 7 – желчный проток; 6 – толстая кишка, в вырезе виден спиральный клапан; 9 – прямая кишка; 10 – клоака; 11 – ректальная железа (орган солевого обмена); 12 – селезенка (по С. И. Левушкину и соавт., с изменениями)

Однако большинство хрящевых рыб являются хищниками и питаются живой добычей или поедают погибших водных животных. Слюнные железы у рыб отсутствуют, поскольку вода постоянно поступает в ротовую полость и глотку. Глотка продолжается в короткий пищевод, который, в свою очередь, открывается в V-образно изогнутый желудок (рис. 248). Желудок состоит из двух частей – более крупной передней кардиальной и задней пилорической. В стенках желудка имеются многочисленные железы, выделяющие компоненты желудочного сока. Поскольку хрящевые рыбы являются хищниками, их добыча содержит много белка, который начинает перевариваться в желудке (все предыдущие отделы служат только для перемещения пищи в желудок, расщепление органических веществ в них не происходит). Основным ферментом служит пепсин, расщепляющий белковые молекулы до первичной структуры (т.е. денатурирует белки), поскольку этот фермент активен только в кислой среде, определенные железы секретируют в полость желудка соляную кислоту.

Из пилорического отдела частично переработанная пищевая кашица поступает в очень короткую тонкую

кишку, в которую впадают протоки двух крупных пищеварительных желез: поджелудочной и печени. В отличие от кислой среды желудка, содержимое тонкой кишки имеет щелочную реакцию.

Поджелудочная железа акул представляет собой анатомически оформленную структуру, которая расположена в брыжейке тонкой кишки. Эта железа синтезирует пищеварительные ферменты, которые через проток поступают в полость кишки, где расщепляют сложные биологические молекулы пищевой массы до более простых (белки до аминокислот, жиры до глицерина и жирных кислот, полисахариды до моносахаридов).

Печень образует две или три лопасти и имеет значительно более крупные, чем поджелудочная железа, размеры (у акул на нее приходится до 25% от всей массы тела). Из печени желчь поступает в желчный пузырь, где накапливается и некоторое время сохраняется. Это связано с тем, что питание хрящевых рыб (так же, как почти у всех других животных) отнюдь не всегда регулярно. Поэтому необходимость в желчи имеется не всегда. Желчь покидает желчный пузырь и поступает через специальный проток в полость тонкой кишки только по мере надобности, когда она заполнена пищевыми массами. Желчь выполняет две основные функции: активирует липазу и эмульгирует жиры, содержащиеся в пище (т.е. измельчает крупные жировые капли до мельчайших капелек). Это необходимо для того, чтобы резко увеличить суммарную поверхность жировых капелек и дать возможность липазе расщеплять гидрофобные молекулы жира. Печень не только активно участвует в пищеварении, но и обезвреживает токсичные вещества, которые содержатся в оттекающей по воротной вене от органов пищеварительной системы венозной крови, а также нормализует концентрацию в этой крови моносахаридов. Кроме того, в печени откладываются запасные вещества, причем для акул это имеет особое значение, поскольку в их печени запасается так много жира (кстати, он очень богат витамином А, что делает акул привлекательным объектом

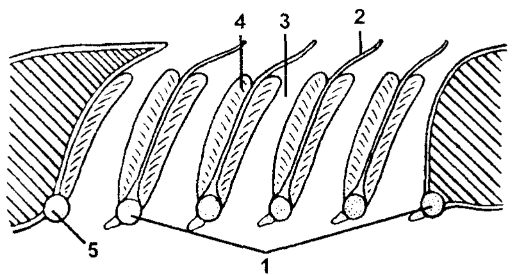
промысла), что весомо повышает плавучесть этих рыб – напомним, что у хрящевых рыб отсутствует плавательный пузырь, который мог бы их поддерживать в толще воды. У длительно голодающих рыб печень теряет запасные вещества и сильно уменьшается в размерах.

Из тонкой кишки пищевая кашица переходит в толстую кишку, которая имеет гораздо более широкий просвет. У хрящевых рыб в толстой кишке имеется спиральный клапан, который представляет собой винтообразную складку, образованную стенкой кишки. Таким образом заметно увеличивается функциональная поверхность кишки (поверхность всасывания), что эффективно компенсирует относительно небольшую длину кишечной трубки. В толстой кишке заканчивается переработка высокомолекулярных пищевых веществ и происходит всасывание образовавшихся при этом продуктов.

Толстая кишка заканчивается прямой кишкой, вырост стенки которой преобразуется в ректальную железу, участвующую в поддержании водно-солевого баланса. У хрящевых рыб прямая кишка открывается в клоаку, куда, кроме нее, впадают также половые протоки и протоки мочевыделительной системы.

Дыхательная система имеет специализированные органы газообмена – жабры, расположенные на межжаберных перегородках, которые отходят от жаберных дуг. Напомним, что стенки глотки с обеих сторон (правой и левой) пронизаны жаберными щелями, которые разделены межжаберными перегородками. В толще этих перегородок как раз находятся упомянутые хрящевые жаберные дуги. По обеим сторонам межжаберной перегородки располагаются многочисленные выросты – жаберные лепестки, которые имеют эктодермальное происхождение (рис. 249). Все лепестки, которые находятся на одной стороне межжаберной перегородки, составляют полужабру. Соответственно, две полужабры, расположенные на одной жаберной дуге, образуют одну целую жабру. При этом все жаберные дуги, кроме пятой (т.е. самой последней), несут по одной жабре (соответственно, две полужабры), в дополнение к этому еще одна полужабра располагается на подъязычной дуге.

Рис. 249. *Схема жаберного аппарата акулы:*
1 – жаберные дуги;
2 – межжаберные перегородки;
3 – жаберные щели;
4 – жаберные лепестки;
5 – подъязычная дуга
(по С. И. Левушкину и соавт.)



Газообмен происходит, когда вода, поступающая через ротовое отверстие в глотку, выходит через жаберные щели во внешнюю среду, омывая при этом жаберные лепестки, следовательно, ток воды всегда односторонний. Тонкие стенки жаберных лепестков густо оплетены кровеносными сосудами, несущими венозную кровь, после насыщения кислородом от жабр оттекает уже артериальная кровь. У акул газообмен осуществляется пассивно в процессе движения. При этом вода все время проникает через открытый рот в глотку и покидает ее через жаберные отверстия. При снижении скорости, тем более при остановке акулы, вода перестает поступать в рот, и процесс насыщения крови кислородом сильно замедляется. Поэтому акулы вынуждены все время двигаться, чтобы «не захлебнуться», как это ни странно звучит по отношению к рыбе. Скаты, которые большую часть времени проводят лежа на донном субстрате (исключение составляют немногие пелагические, т.е. постоянно плавающие в толще воды скаты – манты), вынуждены активно засасывать воду за счет периодического расширения полости глотки, при этом межжаберные перегородки прижимаются к телу, поскольку в полости глотки создается пониженное давление. Мускулатура ротовой полости и стенок глотки, сокращаясь, выдавливает воду, которая омывает жаберные лепестки из глотки через жаберные щели (ротовое отверстие при этом закрыто).

Кровеносная система представлена сердцем и сосудами, образующими один круг кровообращения (рис. 250). Общая схема сосудистой системы соответствует таковой у хордовых, т.е. имеются два основных сосуда –

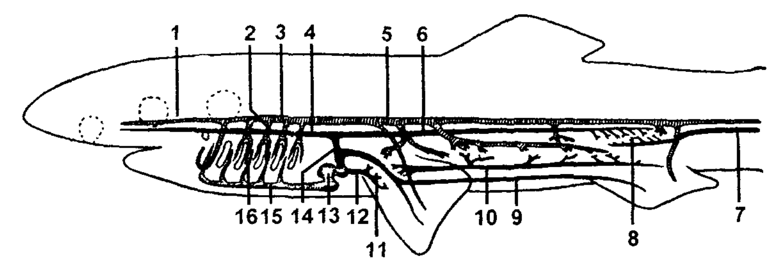


Рис. 250. *Кровеносная система акулы:*
1 – левая сонная артерия; 2 – выносящая жаберная артерия; 3 – левый корень спинной аорты; 4 – левая передняя кардинальная (яремная) вена; 5 – спинная аорта; 6 – левая задняя кардинальная вена; 7 – хвостовая вена; 8 – воротная система почек; 9 – левая боковая вена; 10 – воротная вена печени; 11 – воротная система печени; 12 – печеночная вена; 13 – сердце; 14 – левый кювьеров проток; 15 – брюшная аорта; 16 – приносящая жаберная артерия (по Шмальгаузену, с изменениями и дополнениями)

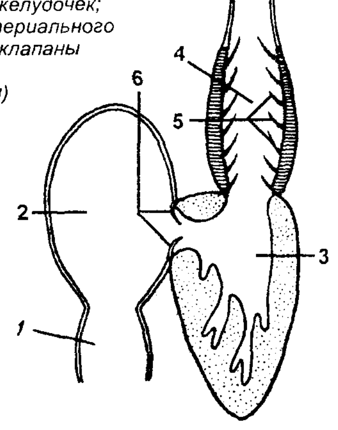
брюшная и спинная аорты, при этом по брюшной аорте кровь движется к голове, а по спинной – к хвосту. В отличие от ланцетника, у рыб появляется сердце, которое эмбрионально возникает из двух петель брюшной аорты, причем из задней петли развивается предсердие, а из передней – желудочек. Следовательно, у рыб (в том числе и хрящевых) сердце состоит из двух камер – предсердия и желудочка. Мышечная составляющая стенки сердца (миокард) образована поперечнополосатыми кардиомиоцитами. Относительные размеры сердца хрящевых рыб самые маленькие среди всех позвоночных (табл. 3).

Таблица 3

Сердечный индекс (отношение массы сердца к массе тела в %) у позвоночных разных классов
(по Стрельникову)

Классы позвоночных	Сердечный индекс	
	мода	максимум
Хрящевые рыбы	0,1 – 0,2	0,3
Костные рыбы	0,2 – 0,3	0,6
Амфибии	0,3 – 0,4	1,0
Рептилии	0,3 – 0,4	2,1
Птицы	1,0 – 1,5	2,5
Млекопитающие	1,0 – 1,5	1,7

Рис. 251. *Строение сердца хрящевых рыб:*
1 – венозный синус; 2 – предсердие; 3 – желудочек;
4 – артериальный конус; 5 – клапаны артериального конуса; 6 – предсердно-желудочковые клапаны
(по С. И. Певушкину и соавт., с изменениями и дополнениями)



Сердце выполняет функцию насоса, обеспечивающего движение крови по артериям. Движение крови по венам инициируется другими механизмами. У рыб сердце перекачивает только венозную кровь, которая поступает в предсердие из прилегающего к нему тонкостенного венозного синуса (рис. 251). При сокращении миокарда предсердия кровь выдавливается в желудочек, обладающий значительно более толстыми стенками, чем предсердие. Клапаны, расположенные в предсердно-желудочковом отверстии, препятствуют обратному затеканию крови в предсердие (см. рис. 251). У хрящевых рыб дистальный отдел желудочка (область перехода его в аорту) образует *артериальный конус*, в стенке которого имеется слой поперечнополосатой сердечной мышечной ткани, поскольку он является частью желудочка и сокращается вместе с ним. В артериальном конусе также имеются клапаны, не позволяющие крови затекать обратно в желудочек.

Напоминаем, что процесс растяжения какой-либо камеры сердца притекающей кровью называется диастолой, а сокращение мускулатуры стенок – систолой. Чередования диастолы и систолы образуют циклы сердечных сокращений. Периодичность сокращений у разных видов варьирует и зависит от многих показателей: возраста и размера рыбы, ее функционального и эмоционального (страх, агрессия и т.д.) состояния, температуры окружающей воды и т.п.

Артериальная система начинается с брюшной аорты, в которую продолжается артериальный конус. Напоминаем, что артериальный конус гистологически принадлежит именно желудочку, а не аорте (хотя внешне

похож на нее), поскольку образован кардиомиоцитами и участвует в систоле желудочка, тогда как мышечная стенка аорты и всех других сосудов состоит из гладких миоцитов. Венозная кровь должна быть доставлена к органам газообмена – жабрам, где она насыщается кислородом. Для этого от брюшной аорты отходят пять пар приносящих жаберных сосудов (в соответствии с количеством жабр), затем передняя из них направляется к подъязычной дуге и кровоснабжает находящуюся там полужабру, а все остальные кровоснабжают целые жабры, расположенные на жаберных дугах. Оксигенированная (насыщенная кислородом) в капиллярах жаберных лепестков кровь, ставшая теперь артериальной, по выносящим жаберным артериям (их количество соответствует числу полужабр) направляется в общие выносящие жаберные артерии (их пять пар – соответственно числу приносящих сосудов), которые, сливаясь, образуют парные продольные сосуды – корни спинной аорты. Затем корни аорты сливаются и образуют спинную аорту, а от передней пары корней аорты вперед отходят сонные артерии, несущие кровь к голове. Спинная аорта, расположенная под позвоночным столбом, направляется в хвостовой отдел тела, по пути отдавая более мелкие сосуды, кровоснабжающие все внутренние органы и стенки тела.

Венозная система осуществляет отток крови от внутренних органов и стенок тела. Образовавшаяся во время систолы желудочка пульсовая волна, которая гнала кровь по артериям, полностью затухает в сосудах микроциркуляторного русла, поэтому движение крови по венам осуществляется, главным образом, за счет сокращения скелетной мускулатуры.

Венозная кровь от передней части тела (прежде всего, от головы) собирается в передние кардинальные вены (их две), а от задней части тела (кроме кишечника, селезенки и парных плавников) – в задние кардинальные вены. Как и у ланцетника, передние и задние кардинальные вены соответствующей стороны, сливаясь, образуют кювьеровы протоки (правый и левый), которые впадают в венозное расширение – венозный синус.

Образование задних кардинальных вен связано с воротной системой почек. Сначала венозная кровь собирается в непарную хвостовую вену, которая вблизи почек делится на воротные вены почек. Эти вены вступают в почки и распадаются там на капилляры, образуя воротную систему почек. Очистившись от продуктов обмена, кровь собирается в задние кардинальные вены, которые выходят из почек, направляются вперед к передним кардинальным венам и, сливаясь с ними, образуют кювьеровы протоки.

Венозная кровь от парных плавников собирается в боковые вены, которые непосредственно впадают в кювьеровы протоки своей стороны.

Как и у ланцетников, венозная кровь от органов пищеварения, а также от селезенки до попадания в сердце проходит через воротную систему печени, где освобождается от токсичных веществ и нормализует углеводный баланс. Для этого отходящие от органов пищеварения вены соединяются с селезеночной веной и образуют крупную воротную вену, которая проникает в печень и образует там воротную систему (распадается на капилляры). Из печени кровь оттекает по печеночной вене, непосредственно впадающей в венозный синус.

Общий относительный объем крови по отношению к массе тела у хрящевых рыб ниже, чем у других классов позвоночных (табл. 4). Вероятно, это связано с образом жизни рыб, например, вода поддерживает тело, что сильно упрощает необходимость преодолевать силу

Таблица 4

Относительная масса крови у позвоночных разных классов

(по Проссеру и Брауну)

Классы позвоночных	Относительная масса крови (в %)
Хрящевые рыбы	2 – 7
Костные рыбы	2 – 7
Амфибии	3 – 9
Рептилии	4 – 15
Птицы	6 – 10
Млекопитающие	6 – 13

всемирного тяготения. Кроме того, горизонтальное положение тела способствует экономии энергии и облегчает передвижение крови – ее не надо проталкивать высоко вверх, что имеет место, например, в кровеносной системе жирафа. Видимо, поэтому у рыб маленькое сердце (см. табл. 3).

Кровь состоит из плазмы и форменных элементов всех основных типов (эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов). Основным органом образования всех форменных элементов является селезенка, а также почки (особенно передняя часть), ретикулярный синцитий, расположенный у основания жаберных лепестков, кроме того, эритроциты формируются в слизистой оболочке кишечника. В селезенке происходит не только гемопоэз, но и распад старых эритроцитов. Интересно, что у рыб в периферической крови постоянно находится большое количество незрелых эритроцитов, что не является признаком патологии, как у взрослых млекопитающих. *Эритроциты даже в зрелом состоянии содержат ядро.* Дыхательным пигментом является гемоглобин, придающий крови красную окраску. Количество форменных элементов и их соотношения широко варьируют у разных видов. По сравнению с другими классами позвоночных кровь рыб содержит относительно немного эритроцитов и имеет низкую кислородную емкость (табл. 5).

У рыб имеется примитивная *лимфатическая система*, представленная тонкостенными лимфатическими сосудами разного калибра, лимфатические узлы отсутствуют. Лимфатическая система, наряду с венозной, обеспечивает дренаж тканей, удаляя скапливающуюся в них жидкость, которая поступает с кровью. Следует отметить, что речь идет не о циркуляции лимфы, а лишь об ее оттоке, поскольку лимфатические сосуды не образуют замкнутого круга, но впадают в вены.

Выделительная система представлена парой *туловищных почек* (*мезонефросов*), которые ввиду удлиненных тел располагаются в полости тела вдоль позвоночного столба. Передние концы почек сужены, а задние расширены. Мезонефросы являются функционирующими

органами выделения у взрослых особей, однако в ходе эмбрионального развития сначала закладываются головные почки (предпочки, или пронефросы) и лишь затем они сменяются на туловищные почки (рис. 252). Предпочка внешне похожа на метанефридии кольчатых червей или бесчерепных. Она образована большим количеством канальцев, каждый из которых свободным концом открывается во вторичную полость тела, а противоположным – в общий для всех канальцев выводной проток, который называется *пронефрическим каналом*. Свободный конец расширен в виде воронки – *нефростома*, куда из полости тела поступает жидкость. В отличие от ланцетников, нефростомы предпочки не имеют соленоцитов, кроме того, канальцы располагаются не метамерно, а компактно. Несмотря на то что предпочка удаляет вещества, растворенные в полостной жидкости, вблизи нефростомов образуются сосудистые сплетения, из которых фильтруется плазма крови и затем поступает в полость канальцев. Изнутри канальцы выстланы железистым эпителием, выполняющим выделительную функцию.

Пронефрос функционирует только у зародышей и сменяется более совершенной туловищной почкой, которая закладывается позади предпочки. В отличие от головной почки, канальцы туловищной почки образуют слепые расширения – боуменовы капсулы, окружающие сосудистый клубочек (рис. 253). Из клубочка выходит выносящий сосуд, который также несет артериальную кровь. Боуменова капсула вместе с сосудистым клубочком называется мальпигиевым (почечным) тельцем, которое вместе с канальцем составляет структурно-функциональную единицу почки – *нефрон*. У хрящевых рыб в нефроне еще сохраняется воронка (нефростом), но функциональная нагрузка ее невелика.

Кровь, проходя под давлением через сосуды клубочка, теряет часть плазмы, которая выжимается в полость боуменовой капсулы и является первичной мочой. Состав первичной мочи во многом схож с плазмой крови, но в ней отсутствуют высокомолекулярные вещества,

Таблица 5

Особенности крови у разных классов позвоночных
(из С.П. Наумова)

Группы позвоночных	Относительное количество крови (в % к массе тела)	Количество эритроцитов в 1 мм³ крови (в млн.)	Кислородная емкость крови (в % на единицу объема)
Рыбы хрящевые	–	0,15	6,0
Рыбы костные	1,5 – 3,0	–	8,8
Амфибии хвостатые	3,0	0,12	3,0 – 10,0
Амфибии бесхвостые	4,2 – 4,9	0,48	–
Рептилии	4,2 – 7,4	0,98	7,0 – 12,0
Птицы	5,7 – 9,0	2,7 – 3,5	10,0 – 22,0
Млекопитающие	5,5 – 9,5	8,4	15,0 – 24,0

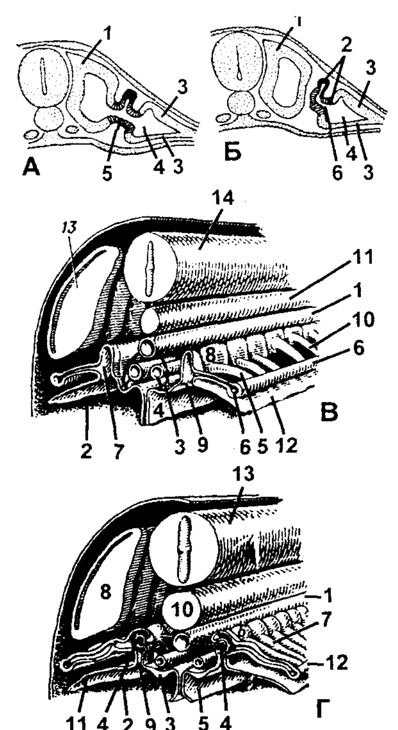
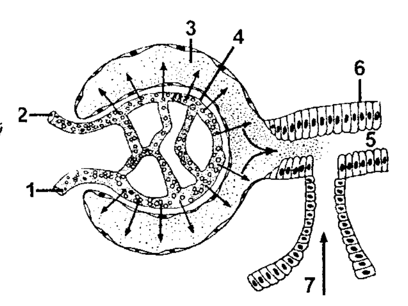


Рис. 252. *Развитие выделительной системы у позвоночных:*
Развитие предпочки у позвоночных (А и Б – две последовательные стадии): 1 – сомит; 2 – предпочечный каналец и проток; 3 – боковая пластинка; 4 – вторичная полость тела; 5 – шейка сомита (или нефротом); 6 – воронка; В – стереограмма головных и развивающихся первичных почек у позвоночных: 1 – аорта; 2 – вторичная полость тела; 3 – клубок; 4 – брыжейка; 5 – пронефрическая трубочка; 6 – пронефрический проток; 7 – полость нефротома (8); 9 – воронка; 10 – мезонефрическая трубочка; 11 – хорда; 12 – брюшина; 13 – миотом; 14 – спинной мозг;

Рис. 253. *Боуменова капсула с сосудистым клубком :*
1 – приносящий кровеносный сосуд;
2 – выносящий кровеносный сосуд;
3 – боуменова капсула; 4 – сосудистый клубок; 5 – первичная моча;
6 – почечный каналец; 7 – воронка почечного канальца (нефростом), открывающаяся в полости тела
(по А. и П. Клегг, с дополнениями)



которые задерживаются тонким барьерным фильтром, состоящим из эндотелия капилляра, эпителия капсулы и базальной мембраны, которая их разделяет. Поэтому процесс образования первичной мочи называется ультрафильтрацией. Основным отличием туловищной почки от головной является то, что она обеспечивает фильтрацию непосредственно крови, а не полостной жидкости, как это происходит в головной почке. Это значительно эффективнее, поскольку из всех жидкостей внутренней среды именно кровь обеспечивает дальний транспорт веществ, в том числе и токсичных.

Из капсулы первичная моча поступает в каналец нефрона, где происходит реабсорбция, т.е. обратное всасывание из мочи воды, некоторых солей, сахаров и других нужных организму веществ, потеря которых была бы явно нежелательной. Реабсорбированные вещества возвращаются в кровь, благо, что каналец нефрона густо оплетен кровеносными сосудами, причем направление тока крови по сосудам и мочи по канальцу противоположно, что в значительной мере облегчает транспортные процессы. Одновременно с этим клетки железистого эпителия, выстилающего каналец, извлекают из крови вещества, подлежащие удалению, переводят их в состояние конечного продукта обмена и выделяют в полость канальца. У хрящевых рыб конечным продуктом азотистого обмена является мочевина.

Г – стереограмма сформированных первичных почек у позвоночных:
1 – аорта; 2 – вторичная полость тела; 3 – половой валик; 4 – клубочек;
5 – брыжейка; 6 – мальпигиево тельце; 7 – мезонефрическая трубочка;
8 – миотом; 9 – воронка; 10 – хорда; 11 – брюшина; 12 – вольфов проток;
13 – спинной мозг

Таким образом, первичная моча, проходя по канальцу нефрона, освобождается от нужных организму веществ (они возвращаются обратно в кровь), но обогащается продуктами жизнедеятельности, становясь вторичной мочой, объем которой всегда меньше, чем объем первичной мочи, за счет реабсорбции. Из нефрона вторичная моча поступает в собирательные трубочки, которые, в свою очередь, впадают в парные мочеточники. Следует отметить, что в туловищной почке мочеточником является пронефрический канал пронефроса, получивший название *мезонефрального канала (протока), или вольфова канала (протока)*. Мочеточники тянутся вдоль брюшной стороны почек, затем соединяются и впадают общим отверстием в клоаку. У самцов протоки мочевыделительной и половой систем связаны между собой.

Половая система хрящевых рыб представлена парными половыми железами и половыми протоками. *Мужская половая система* анатомически связана с мочевыделительной системой (рис. 254). Протоки парных удлиненных семенников проходят через вещество почки и впадают в вольфов проток, который у самцов выполняет две функции: мочеточника и семяпровода. Канальцы переднего отдела почки не участвуют в образовании мочи и сообщаются с семявыносящими канальцами, соответственно, вся передняя часть почки, окружающая начальный сильно извитой отдел семяпровода называется придатком семенника. Концевой отдел вольфова протока (семяпровода) образует тонкостенные расширения – семенные пузырьки, которые не гомологичны семенным пузырькам высших позвоночных. Оба вольфова протока соединяются и впадают в мочеполовой синус, который открывается на вдающемся в клоаку мочеполовом сосочке. У самцов почти полностью редуцируется мюллеров проток (о нем будет сказано ниже), однако его остатки образуют парные мешки – семяприемники, которые прилегают к семенным пузырькам и также впадают в мочеполовой сосочек.

Женская половая система полностью отделена от мочевыделительной. У самок хрящевых рыб вольфов

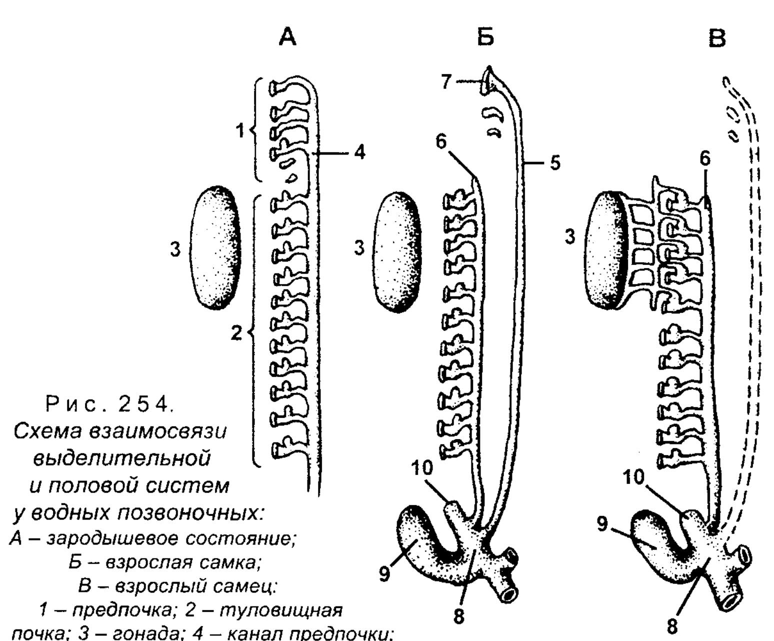


Рис. 254. Схема взаимосвязи выделительной и половой систем у водных позвоночных: А – зародышевое состояние; Б – взрослая самка; В – взрослый самец: 1 – предпочка; 2 – туловищная почка; 3 – гонада; 4 – канал предпочки; 5 – мюллеров канал; 6 – вольфов канал; 7 – воронка яйцевода; 8 – клоака; 9 – мочевой пузырь; 10 – прямая кишка (по Шмальгаузену)

проток выполняет только функцию мочеточника, а почки не связаны с половой системой. Парные половые железы (яичники) расположены в полости тела, будучи фиксированными на стенке посредством брыжейки. В отличие от семенников, яичники не сообщаются непосредственно с половыми протоками, а выделяют половые клетки в полость тела, и уже оттуда гаметы попадают в протоки. Ими у самок хрящевых рыб являются *мюллеровы протоки*, которые эмбрионально развиваются в результате расщепления пронефрического протока на два: один из них становится вольфовым протоком, а другой – мюллеровым. Обращаем внимание читателя на то, что подобное образование мюллерова протока свойственно хрящевым рыбам, но у других позвоночных они могут возникать в эмбриогенезе самостоятельно параллельно с вольфовыми протоками. Как мы уже говорили, у самцов мюллеровы протоки почти полностью атрофируются и особого значения

для половой системы не имеют, однако у самок они развиваются в яйцеводы. Задний конец, расположенный вблизи яичника, расширяется, образуя воронку яйцевода, которая соответствует нефростому головной почки. В начальном отделе яйцеводов находятся скорлуповые железы, секрет которых формирует оболочку яиц. Задние расширенные отделы яйцеводов иногда называются «маткой», они открываются в клоаку самостоятельными отверстиями, не сообщаясь с мочеточниками.

Развитие. Мужские половые клетки развиваются в канальцах семенника, но завершается сперматогенез в его придатке, куда развивающиеся клетки попадают через семявыносящие протоки. Зрелые сперматозоиды накапливаются в семенных пузырьках и семенных мешках. Оплодотворение у хрящевых рыб внутреннее, при этом сперма за счет сокращений стенок семенных пузырьков и семенных мешков выталкивается в клоаку и с помощью копулятивных органов вводится в клоаку самки, а из нее в половые пути.

Яйцеклетка через разрыв в стенке яичника сначала попадает в полость тела, а затем через воронку, которая к этому моменту увеличивается в размерах, проникает в просвет яйцевода. В передних отделах яйцевода за счет секрета скорлуповых желез образуется оболочка яйца, там же происходит оплодотворение, затем оформленное яйцо за счет перистальтики стенок мюллерова протока перемещается по направлению к «матке».

Яйца акул очень крупные (например, яйцо китовой акулы достигает более 50 см в длину), покрыты плотной оболочкой и часто имеют сложную форму. Обычно яйца откладываются поодиночке в укромном месте, после чего ни один из родителей не оказывает потомству никакого внимания. Лишь немногие хрящевые рыбы (например, полярная акула) мечут многочисленную мелкую икру. Яйцо рыб относится к *телолецитальному* типу, т.е. содержит очень большое количество желтка, сосредоточенного у одного из полюсов яйца, поэтому дробление дискоидальное. Развитие практически полностью проходит внутри яйца, так что из него обычно выходит вполне сформированное животное.

У многих хрящевых рыб оплодотворенное яйцо остается в половых путях, и там проходит свое развитие эмбрион, который вначале питается за счет запасов желтка, однако в дальнейшем происходит сращивание стенок желточного мешка со стенками «матки», где это яйцо находится. Между развивающимся эмбрионом и матерью образуется общая сеть кровеносных сосудов, через которые происходит обмен веществами. Это напоминает плаценту млекопитающих. По окончании эмбрионального развития молодое животное выходит из половых путей и сразу же начинает самостоятельную жизнь.

Нервная система анатомически подразделяется на центральную и периферическую, а физиологически – на соматическую и вегетативную. К центральной нервной системе (ЦНС) относят спинной и головной мозг, вся нервная ткань, расположенная за пределами этих образований, составляет периферическую нервную систему.

Организация ЦНС у рыб (в том числе и хрящевых) находится на значительно более высоком уровне, нежели у бесчерепных. Напомним, что у ланцетника ЦНС образована недифференцированной нервной трубкой, головной мозг отсутствует. У рыб нервная трубка дифференцирована на заднюю часть – спинной мозг и переднюю – головной мозг, при этом поперечные размеры головного мозга заметно увеличиваются (по сравнению со спинным), и он, несмотря на то что протяженность спинного мозга значительно бóльшая, имеет примерно равную с ним массу. Общее строение ЦНС у рыб по сравнению с высшими позвоночными животными достаточно примитивно, это относится к небольшой массе мозга (у хрящевых рыб всего 0,006 – 0,44%, тогда как у млекопитающих – 0,3 – 3,0%), небольшому головному мозгу, слабому развитию переднего мозга и др.

Спинной и головной мозг образованы нервной тканью, которая состоит из серого и белого вещества. Напомним, что гистологически серое вещество представляет собой скопление тел нервных клеток и отходящих от них отростков, белое вещество образовано длинными отростками нейронов, окруженными миелиновыми оболочками. В спинном мозге серое вещество располагается

в центре, а белое – по периферии. Скопления серого вещества образуют ядра (часто они имеют вид столбов, простирающихся вдоль спинного мозга), которые являются нервными центрами и обеспечивают выполнение простейших рефлексов, в основном двигательных. Белое вещество осуществляет передачу нервных импульсов, в том числе между сегментами спинного мозга, а также связывают спинной мозг с головным. В центре нервной трубки сохраняется остаток невроцеля в виде центрального канала.

Спинной мозг имеет вид тонкого шнура и находится в позвоночном канале, образованном верхними дугами позвонков, которые защищают его от повреждений. Спереди и сзади от спинного мозга отходят спинномозговые корешки, которые за его пределами образуют спинномозговые нервы (они относятся к периферической нервной системе). Участок нервной трубки, соответствующий корешкам одной пары нервов, называется *сегментом* спинного мозга, при этом количество сегментов соответствует числу пар нервов. Задние корешки несут в спинной мозг афферентные (чувствительные) импульсы от различных рецепторов, передние корешки образованы двигательными волокнами, они несут двигательные импульсы от нервных центров к рабочим органам (мышечным волокнам или железистому эпителию).

Головной мозг образуется как расширение переднего отдела нервной трубки, и последовательность событий в ходе его эмбриогенеза у разных позвоночных в общих чертах сходна. В соответствующем разделе, посвященном развитию нервной системы человека, об этом подробно рассказано, поэтому здесь мы лишь напомним читателю основные этапы эмбрионального развития головного мозга.

Вначале образуется вздутие переднего участка нервной трубки (стадия одного мозгового пузыря); затем этот пузырь делится двумя неполными поперечными перетяжками на три пузыря (стадия трех мозговых пузырей); в дальнейшем происходит дифференцировка образовавшихся пузырей на специализированные отделы головного мозга. Передний пузырь дает начало

двум отделам: большому (конечному) мозгу и промежуточному мозгу, средний отдел не делится и становится средним мозгом, задний пузырь преобразуется в ромбовидный мозг, который подразделяется на задний мозг и продолговатый мозг, последний без видимых границ (у большинства позвоночных, но не у млекопитающих) переходит в спинной мозг. У млекопитающих в состав заднего мозга входит мост и мозжечок, у всех остальных позвоночных мост в самостоятельный отдел головного мозга не выделяется, поскольку связи между спинным мозгом и головным мозгом у них еще малочисленны.

Остатки невроцеля сохраняются в отделах головного мозга в виде его желудочков: соответственно, полости конечного – латеральные желудочки, промежуточного – третий желудочек, ромбовидного мозга – четвертый желудочек и среднего мозга – водопровод. Те участки мозга, в которых угадывается нервная трубка (продолговатый мозг, средний мозг и промежуточный мозг), составляют ствол мозга; мозжечок и полушария большого мозга образуются позже и к стволу не относятся.

У каждого класса позвоночных имеются характерные особенности строения отделов головного мозга. Среди хрящевых рыб головной мозг наиболее дифференцирован у акуловых в связи с высоким уровнем развития органов чувств (рис. 255). *Продолговатый мозг* является продолжением спинного мозга, поэтому он во многом сходен с ним по своему строению. Серое вещество образует серию столбов, или ядер, подобно спинному мозгу, причем такое строение сохраняется и во взрослом состоянии (у взрослых особей высших позвоночных столбы распадаются на отдельные ядра). Раскрываясь сзади, нервная трубка в этом отделе образует дно четвертого желудочка. От продолговатого мозга отходят шесть из десяти пар черепно-мозговых (черепных) нервов (ЧМН). Здесь сосредоточены центры, управляющие деятельностью кровеносной, пищеварительной, дыхательной, выделительной систем, опорно-двигательного аппарата, а также органов чувств (равновесия, слуха, вкуса, боковой линии).

Через продолговатый мозг проходят связи между спинным и головным мозгом, однако у рыб таких

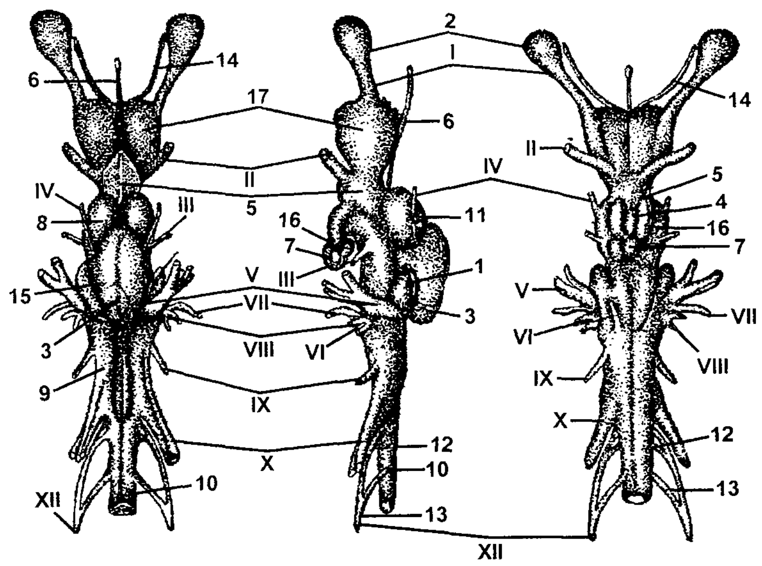


Рис. 255. *Головной мозг акулы сверху, сбоку и снизу:*
1 – раковина мозжечка; 2 – обонятельная луковица; 3 – мозжечок; 4 – нижние доли; 5 – промежуточняй мозг; 6 – эпифиз; 7 – гипофиз; 8 – зрительные доли; 9 – продолговатый мозг; 10 – спинной мозг; 11 – средний мозг; 12 – подъязычный нерв; 13 – спинной нерв; 14 – предобонятельный нерв; 15 – заднее сосудистое сплетение; 16 – язычный мешок; 17 – передний мозг;
I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XII – головные нервы (по Маринелли)

волокон относительно немного, и среди них особенно интересны пара *гигантских маутнеровских клеток*, которые, кроме рыб, имеются еще у амфибий (кроме взрослых бесхвостых). Тела этих клеток расположены в области дна продолговатого мозга, а их толстые аксоны направляются в спинной мозг и проходят его до конца. Функцией маутнеровских клеток является общий контроль за местными спинномозговыми рефлексами, управляющими последовательными изгибами тела в процессе движения рыбы в толще воды.

У хрящевых рыб хорошо развит *мозжечок*, который возвышается над стволом мозга. Его функция – координация и регуляция движений, поэтому у быстрых пловцов – акул – он достигает больших размеров. Следует отметить, что мозжечок не связан непосредственно с

органами чувств, поэтому работает пассивно под воздействием импульсов, поступающих из спинного мозга или от других отделов головного мозга, которые получают первичную информацию от рецепторов по волокнам ЧМН (главным образом, из среднего и продолговатого мозга). Главные «источники информации» для мозжечка – это импульсы от проприорецепторов, расположенных в мышцах и сухожилиях, и от акустической области, расположенной рядом с мозжечком, куда поступают импульсы от органов слуха и равновесия, а также боковой линии.

Средний мозг – наиболее крупный и развитый отдел головного мозга. Основная часть его образует две крупные *зрительные доли*. В средний мозг поступает информация от органов чувств, происходит ее анализ и синтез, оттуда эфферентные импульсы направляются в другие отделы головного мозга и в спинной мозг. Поэтому средний мозг (точнее, его крыша) у рыб является интегрирующим центром нервной системы. Головной мозг хрящевых и костных рыб, а также амфибий, в котором высшим центром интеграции нервной деятельности является мозжечок, относят к *ихтиопсидному* типу. В области среднего мозга образуется изгиб мозга, который имеется и у других позвоночных.

В состав *промежуточного мозга* входят зрительные бугры (таламусы), к которым подходят зрительные тракты, образовавшиеся в результате частичного перекреста зрительных нервов. В таламусы (причем не только рыб, но и других позвоночных) поступает информация от всех органов чувств, там находится центр координации движений и переключаются аксоны нейронов, направляющиеся от базальных ядер больших полушарий в ствол мозга. Нижняя часть промежуточного мозга – гипоталамус – содержит многочисленные ядра, содержащие не только типичные нейроны, но и нейросекреторные клетки, синтезирующие нейрогормоны. В промежуточном мозге имеются два придатка: верхний придаток – эпифиз (эндокринная железа) и нижний, который образует заднюю долю другой железы внутренней секреции – гипофиза. Передняя доля гипофиза образуется независимо от задней путем впячивания эктодермы ротовой

бухты (карман Ратке), и у хрящевых рыб сохраняется сообщение с ротовым эпителием. Гипоталамус вместе с гипофизом образуют гипоталамо-гипофизарную систему, которая регулирует деятельность внутренних органов и эндокринных желез.

Большой (*конечный*) *мозг* разделен неполной перегородкой на два относительно крупных полушария, при этом нервные клетки имеются не только в их основании и в боковых стенках, но и частично в крыше. К полушариям прилегают *обонятельные луковицы*, в которых заканчиваются волокна обонятельного нерва, т.е. они являются первичным обонятельным центром. Основная масса серого вещества сосредоточена в базальных ядрах – полосатых телах, лежащих в вентральном отделе полушарий. *В отличие от высших позвоночных, серое вещество полушарий располагается внутри, а снаружи находится белое вещество.* Основной функцией конечного мозга рыб является обработка обонятельных импульсов, кроме того, он участвует в регуляции двигательной активности и поведения, поскольку связан с промежуточным и средним мозгом.

Спинной мозг у всех рыб полностью заполняет спинномозговой канал позвоночного столба, т.е. простирается до его конца, однако у более высокоорганизованных позвоночных проявляется тенденция к сокращению длины спинного мозга. На всем протяжении спинной мозг сегментирован.

Вегетативная нервная система у хрящевых рыб развита относительно слабо, анатомически она представлена разобщенными ганглиями, которые разбросаны вдоль позвоночного столба. Нейроны, находящиеся в этих ганглиях, с помощью отростков связаны с центрами, расположенными в спинном мозге, и с внутренними органами.

Периферическая нервная система включает в себя черепные и спинномозговые нервы. У рыб, в том числе и хрящевых, насчитывается одиннадцать пар черепных нервов: I – обонятельные, образованы чувствительными волокнами, идущими от чувствительного эпителия обонятельного мешка до обонятельных

луковиц; II – зрительный, сформирован чувствительными волокнами, идущими от сетчатки глаза до зрительных центров; III – глазодвигательный, посылает двигательные волокна к четырем глазодвигательным мышцам (нижней, медиальной и верхней прямым и нижней косой); IV – блоковый, двигательный, посылает двигательные волокна к верхней косой мышце глаза; V – тройничный, смешанный, делится на три ветви: глазничная (чувствительная) иннервирует кожу передней части рыла, верхнечелюстная и нижнечелюстная (смешанные) – чувствительные волокна иннервируют слизистую оболочку ротовой полости, зубы, а двигательные – мышцы челюстной дуги; VI – отводящий, двигательный, иннервирует латеральную (наружную) прямую мышцу глаза; VII – лицевой, смешанный, образует несколько ветвей, иннервирующих слизистую оболочку ротовой полости, нижнюю поверхность головы и органы боковой линии головы (чувствительные волокна), а также мускулатуру подъязычной дуги (двигательные волокна); VIII – слуховой, чувствительный, несет импульсы от внутреннего уха; IX – языкоглоточный, смешанный, иннервирует слизистую оболочку глотки (чувствительные волокна) и все мышцы первой жаберной дуги (двигательные волокна); X – блуждающий, образует четыре жаберные ветви (иннервируют жаберные дуги от второй до пятой, при этом образуются две ветви: передняя чувствительная и задняя смешанная, иннервирует мускулатуру дуг), внутренностную ветвь (направляется в брюшную полость и иннервирует там внутренние органы – вегетативные парасимпатические волокна), боковую (иннервирует органы боковой линии туловища и хвоста), это самый длинный ЧМН. Добавочный (XI) и подъязычный (XII) у хрящевых и других рыб находятся в зачаточном состоянии (их корешки отходят позади десятой пары). Все черепные нервы, начиная с тройничного, отходят от продолговатого мозга.

Спинномозговые нервы метамерно образуются в результате слияния передних и задних (спинных и брюшных) корешков спинного мозга (правых корешков с правыми, а левых – с левыми). По составу волокон

они являются смешанными, каждая пара нервов иннервирует мускулатуру и покровы соответствующего сегмента тела. Образование парных конечностей приводит к тому, что в эмбриогенезе нарушается сегментация мускулатуры, которая обеспечивает движения этих конечностей, соответственно, нарушается и сегментация спинномозговых нервов. При этом благодаря смешению волокон нескольких спинномозговых нервов образуются два нервных сплетения: плечевое и пояснично-крестцовое.

Органы чувств у хрящевых рыб, особенно у акул, развиты хорошо. Органы зрения, расположенные по бокам головы, снабжены шестью глазодвигательными мышцами, сокращение которых обеспечивает большую подвижность глаз, что особенно важно, поскольку голова рыб соединена с туловищем неподвижно. Глаз имеет плоскую роговицу, которая наиболее оптимально функционирует в водной среде; шарообразный хрусталик; у акул имеется мигательная перепонка, закрывающая глаз наподобие век.

Орган слуха представлен только внутренним ухом, которое защищено хрящевой капсулой черепа. Внутри капсулы находится перепончатый лабиринт, заполненный эндолимфой (рис. 256). Его образуют три полукружных канала (одна ножка каждого из них расширяется в ампулу), овальный и круглый мешочек. Три полукружных канала, расположенных во взаимно перпендикулярных плоскостях, вместе с овальным мешочком образуют орган равновесия. Они содержат в эндолимфе мелкие кристаллики – отоконии и более крупные – отолиты. При изменении положения рыбы в пространстве

Рис. 256. *Схема перепончатого лабиринта акулы: 1 – полукружные каналы; 2 – овальный мешочек; 3 – круглый мешочек; 4 – лагена (по Н. Н. Карташеву и соавт.)*

твердые частички давят на чувствительные клетки, возбуждая их. В некоторых местах нижней части перепончатого лабиринта имеются слуховые пятна и гребни, которые выстланы клетками, воспринимающими звуки. Свойственной высшим позвоночным улитки у рыб нет, имеется лишь ее зачаток в виде бокового расширения круглого мешочка.

Звуковые колебания воды сначала вызывают вибрацию головы рыбы, после чего колебания передаются эндолимфе и воспринимаются чувствительными волосковыми клетками. От круглого мешочка отходит эндолимфатический проток, который у хрящевых рыб выходит наружу через специальное отверстие черепа. Этот проток регулирует давление эндолимфы внутри перепончатого лабиринта.

Органами обоняния являются обонятельные мешки, которые расположены на голове и открываются на нижней поверхности рыла наружными отверстиями – ноздрями. Внутри мешки имеют многочисленные складки, выстланные чувствительным эпителием, что значительно увеличивает рецепторную поверхность. Обоняние у хрящевых рыб очень тонкое, например, акулы улавливают запах раненой добычи за несколько километров.

Условные рефлексы у хрящевых рыб вырабатываются очень плохо и быстро затухают – условный рефлекс, выработанный накануне, исчезает уже на следующий день.

Органы боковой линии имеются только у рыб и водных амфибий (поэтому их еще называют «шестым чувством»), располагаются на голове и по бокам вдоль тела. У рыб эти органы располагаются на дне ямок или в каналах, они снабжены рецепторами, воспринимающими колебания воды, разницу в давлении. Это позволяет на значительном расстоянии улавливать колебания, которые распространяет другое животное (например, акула таким образом может обнаружить добычу на расстоянии около 300 м), обходить погруженные в воду предметы (это позволяет ориентироваться в полной темноте), реагировать на изменение глубины и т.д.

Класс Костные рыбы (Osteichthyes)

Большинство представителей надкласса рыб относятся к классу костные рыбы. В настоящее время известно около 25 000 современных рыб, однако ихтиофауна больших глубин еще исследована недостаточно полно, поэтому многие виды до сих пор неизвестны людям.

Класс костные рыбы подразделяется на четыре подкласса: хрящекостные (Chondrostei), лучеперые (Actinopterygii), кистеперые (Crossopterygii) и двоякодышащие (Dipnoi).

Скелет костных рыб образован костями, однако у некоторых примитивных видов (подкласс хрящекостных, к которым относятся осетровые рыбы), наряду с костями, присутствуют и хрящевые элементы скелета.

Внешнее строение. Как и у хрящевых рыб, тело костных рыб подразделяется на голову, туловище и хвост. Отсутствие шеи, хорошо обтекаемое гладкое тело без выступов способствует эффективному движению в воде, которая, как известно, значительно плотнее воздуха. Однако образ жизни рыб непременно сказывается на их внешнем виде, в связи с чем выделяют по меньшей мере 12 различных морфологических типов, наиболее распространенные из них это *торпедовидный* (лучшие пловцы, например тунец, сельдь, треска и др.), *змеевидный* (угри), *лентовидный* (относительно плохие пловцы, например рыба-сабля, сельдяной король), *стреловидный* (способны к резкому ускорению, например, многие хищники – щука, таймень), *сплющенный* (симметрично-сжатое с боков тело, например у леща, или несимметрично-сжатое, например у камбалы, все они плохие пловцы) (рис. 257).

На голове располагаются глаза (обычно по бокам головы, но у некоторых видов происходит вторичное смещение наверх или на одну из сторон тела), впереди них находятся обонятельные отверстия, но не на нижней стороне головы (как у акул и скатов), а на верхней. Брызгальце сохраняется только у осетровых. Жаберные дуги находятся в жаберной полости и прикрыты костными жаберными крышками.

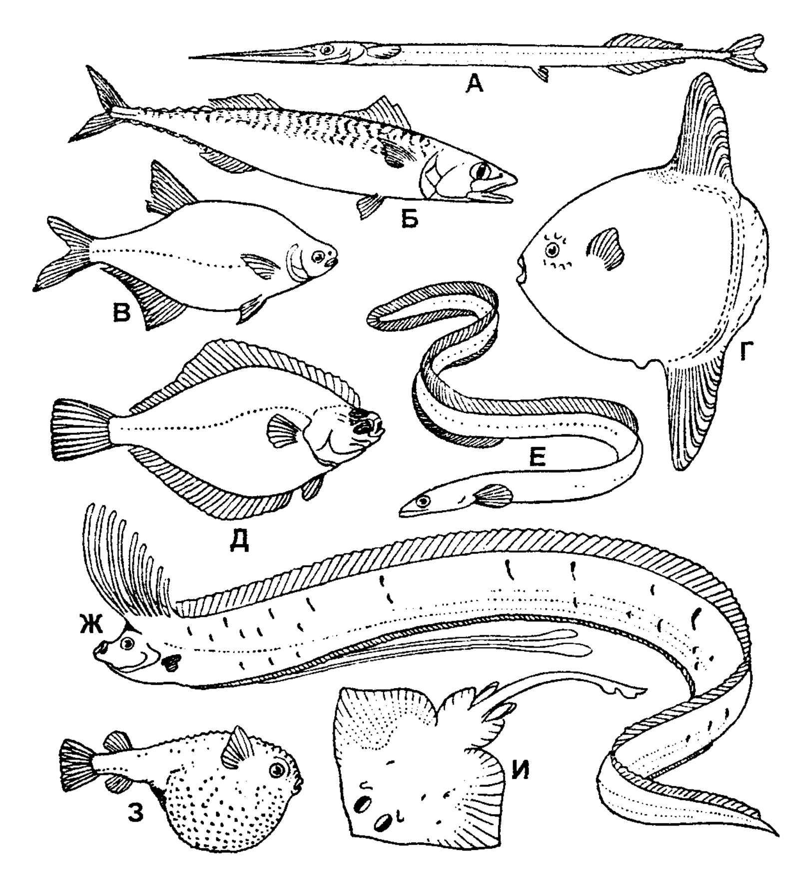


Рис. 257. *Типы формы тела рыб.*
А – стреловидный (сарган); Б – торпедовидный (скумбрия); В – сплющенный с боков, лещевидный (лещ обыкновенный); Г – тип рыбы луны (луна-рыба); Д – тип камбалы (речная камбала); Е – змеевидный (угорь); Ж – лентовидный (сельдяной король); З – шаровидный (кузовок); И – плоский (скат) (А – З – костные, И – хрящевая рыбы) (по Б. С. Матвееву и соавт.)

Туловищный и хвостовой отделы снабжены кожистыми выростами с костными лучами внутри, которые, как и у хрящевых рыб, могут быть парными или непарными. Парные плавники соответствуют конечностям наземных животным (естественно, иного строения), они выполняют функцию органов движения и главное – рулей, поддерживающих тело в нужном положении и

направляющих его во время движения. Строение и расположение плавников зависит от образа жизни рыбы. Например, хорошо развитые грудные плавники позволяют некоторым рыбам уверенно ползать по суше, а летучим рыбам пролетать по воздуху значительные расстояния (до 800 м). Брюшные плавники могут смещаться далеко вперед (например, у тресковых) или видоизменяться в присоску (как это происходит, например, у бычков).

К непарным плавникам относятся спинной, анальный и хвостовой. У некоторых рыб имеются дополнительные плавники, например, у трески на спине располагаются три плавника, у других также могут быть добавочные анальные плавники. У скумбриевых за спинным и анальным плавниками находятся многочисленные добавочные плавнички. У некоторых видов (например, лососевых, хариусовых, корюшковых и др.) за спинным плавником находится еще один, заполненный жировой тканью, но лишенный костной опоры. Эти плавники также могут изменяться, например, спинной плавник марлина имеет очень большие размеры (1,5 м в высоту) и превращается в парус, возвышающийся над водой. Тот же плавник у рыбы-прилипало видоизменяется в присоску. У некоторых видов (например, скорпен) плавники имеют ядовитые шипы. Основной функцией непарных плавников является стабилизация тела в пространстве.

Хвостовой плавник является главным движителем рыбы. Форма хвостового плавника может быть различной (рис. 258), обычно она соответствует скорости плавания. У разных видов в ходе приспособления к определенному образу жизни некоторые плавники могут редуцироваться. Например, у угрей отсутствуют брюшные плавники, а у мурены – грудные.

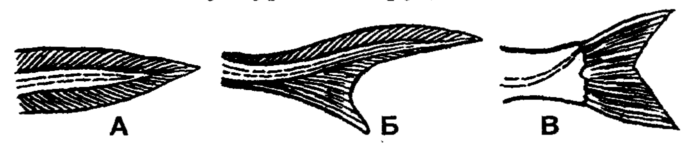


Рис. 258. *Различные типы хвоста:*
А – симметричный; Б – несимметричный (гетероцеркальный);
В – ложносимметричный (по Никольскому)

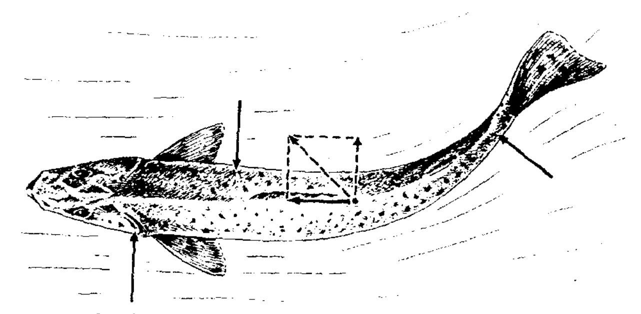


Рис. 259. *Схема локомоции рыб. Стрелками обозначены направления сил, в сумме формирующих поступательное движение (по С. И. Левушкину и соавт.)*

Особенности строения тела определяют способ плавания рыбы. Большинство видов передвигаются за счет боковых колебательных движений задней части тела и хвоста (рис. 259). Другие перемещаются посредством колебательных изгибов всего тела во фронтальной плоскости. Последний способ более медлительный и характерен для придонных рыб с удлиненным телом (например, угрей).

Анатомия. *Покровы тела*, так же как и у хрящевых рыб, представлены кожей с чешуей. Кожа состоит

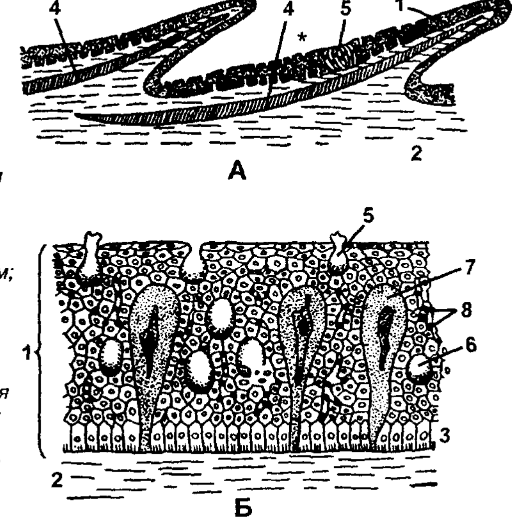


Рис. 260. *Кожа костистой рыбы: А – продольный разрез через кожу с двумя чешуями; Б – место, отмеченное на верхнем рисунке звездочкой (*), под более сильным увеличением; 1 – эпидермис; 2 – кориум; 3 – базальный слой эпидермиса; 4 – чешуя; 5 – чувствующая концевая почка; 6 – слизеотделительная одноклеточная железа; 7 – колбовидная одноклеточная железа; 8 – лейкоциты (по Гудричу)*

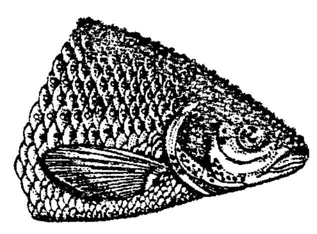


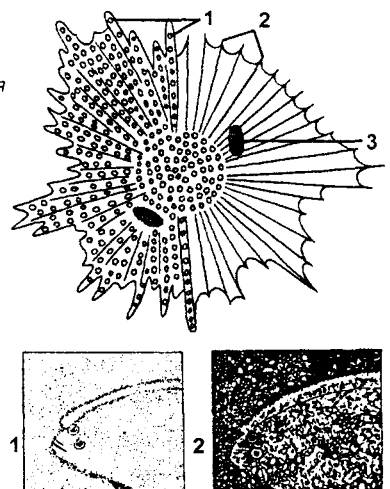
Рис. 261. *Брачный наряд – эпителиальные бугорки у плотвы (по Лебедеву и соавт.)*

из многослойного эпидермиса и нижележащей плотной дермы. В эпидермисе имеются многочисленные одноклеточные железы, выделяющие слизь (рис. 260). Наружный слой эпидермиса ороговевает, но не отмирает и сохраняет связь с живыми клетками. У многих видов (например, у сиговых, карповых и др.) перед нерестом степень ороговения покровов увеличивается, а затем восстанавливается (рис. 261).

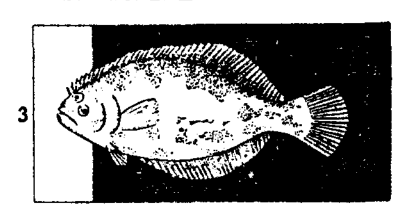
Слизь выделяют эпидермальные клетки трех типов: бокаловидные, зернистые и колбовидные. Установлено, что рыбы с хорошо развитой чешуей (например, окуневые) выделяют меньше слизи, а с редуцированной чешуей или с голой кожей (например, линь, некоторые сомы и др.) – очень много. Слизь выполняет многочисленные функции. Так, в частности, она обладает бактерицидными свойствами и защищает рыбу от патогенных микроорганизмов, участвует в выделении продуктов обмена и водно-солевом обмене, ускоряет свертывание крови и уменьшает трение рыбы о воду. Слизистые клетки эпидермиса синтезируют видоспецифические вещества, позволяющие рыбам узнавать друг друга на расстоянии, причем эти выделения различны не только у отдельных видов, но и у особей одного вида, но разного пола или возраста. При нападении врага из поврежденной кожи (например, у карповых) выделяется ихтиоптерин, который еще называют «веществом страха». У некоторых видов слизь токсична, иногда имеются довольно крупные ядовитые железы, которые так же являются производными эпидермиса, как и светящиеся органы многих глубоководных рыб.

В нижних слоях эпидермиса находятся пигментные звездчатые клетки – хроматофоры. Пигмент может иметь различную окраску, благодаря этому многие виды (например, тропические рыбы, обитающие в коралловых рифах) выглядят очень пестро. Окраска

Рис. 262. *Меланофор карася: справа – фаза контракции, слева – фаза экспансии: 1 – пигментные зерна; 2 – скелетная фибрилла; 3 – ядра (по Строганову)*



может меняться, что зависит от состояния пигментных клеток – если пигмент собирается в центральной части клетки, большая ее часть становится неокрашенной и цвет тела становится бледнее, если пигмент равномерно растекается по всей цитоплазме, окраска становится ярче (рис. 262). Некоторые виды способны изменять окраску тела довольно быстро, например, лежащая на дне камбала приобретает цвет донного субстрата (рис. 263). Окраска меняется в период размножения (например, у лососевых), при изменении температуры, состава воды, из-за эмоционального состояния рыбы (например, страх) и т.п.



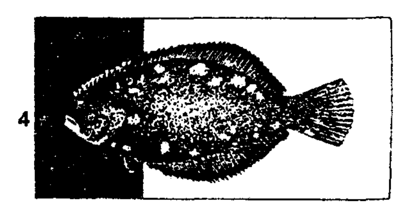


Рис. 263. *Изменение окраски камбалы в зависимости от окраски субстрата (по Б. С. Матвееву и соавт.)*

Кожа костных рыб покрыта чешуей, однако степень ее развития у разных видов неодинакова (например, у индийского усача она достигает нескольких сантиметров, а у угря почти незаметна), у некоторых рыб (например, у сомов) чешуя может вторично отсутствовать.

Чешуя костных рыб представлена костными чешуйками, которые образуются в кориуме. Наиболее

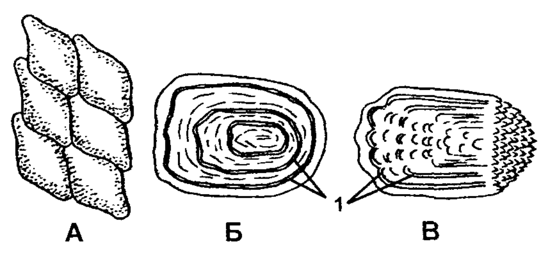


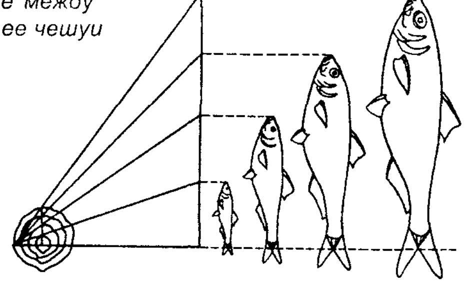
Рис. 264.
Форма чешуи рыб:
А – ганоидная;
Б – циклоидная;
В – ктеноидная
1 – годичные кольца
(по И. М. Анисимовой, с изменениями и дополнениями)

примитивной является ганоидная чешуя, костные пластинки которой покрыты дентинообразным веществом ганоином (ею обладали многие ископаемые формы, из ныне живущих рыб она имеется у панцирной щуки и многоперов, кроме того, у осетровых слившиеся ганоидные чешуи образуют бляшки – жучки), и космоидная, покрытая космином (такая чешуя имеется у кистеперых и двоякодышащих рыб). У большинства костных рыб чешуя эласмоидная, т.е. образована только костными пластинками. В зависимости от состояния внешнего края различают циклоидную (гладкий край, например у карповых) и ктеноидную (наружный край покрыт зубчиками, например у окуневых) чешую (рис. 264). Циклоидная чешуя является более примитивной. Иногда у одного вида (например, у лиопсетты из камбаловых) самцы обладают ктеноидной чешуей, а самки – циклоидной. Случается, что чешуи разного типа присутствуют у одной особи.

Чешуи черепицеобразно накладываются друг на друга, образуя ряды, расположение которых и число чешуй в каждом из них характерно для определенного вида, кроме того, этот показатель не меняется с возрастом рыбы. Рост чешуек в течение года идет неравномерно, поэтому на них образуются годичные слои и по ним можно определить возраст исследуемой особи (рис. 265).

Изначально чешуя развилась в качестве защитного приспособления, однако не меньшее ее значение (а может, даже значительно большее) состоит в улучшении гидродинамических свойств рыбы. Известно, что виды с плохо развитой чешуей (или даже без нее) плавают хуже тех, у кого чешуя крупная, несмотря на то, что тело бесчешуйных рыб покрыто более толстым слоем слизи.

Рис. 265. *Соотношение между скоростью роста рыбы и ее чешуи (по Никольскому)*



В коже располагаются различные рецепторы, поэтому она имеет важное сигнальное значение, кроме того, у костных рыб в дерме образуются покровные кости черепа и кости пояса передних конечностей.

Скелет костных рыб образован костями, лишь у осетровых в течение жизни сохраняется значительное количество хрящевых элементов. Костный скелет эффективнее выполняет свои функции, поскольку он значительно прочнее и менее массивен. У рыб костные элементы могут возникать двумя способами. Во-первых, кость развивается из хряща (*первичные*, или *замещающие*, кости), во-вторых, из очагов окостенения в дерме кожи (*вторичные*, или *покровные*, кости, их также называют *накладными*, поскольку они могут накладываться на хрящевые элементы скелета, например,

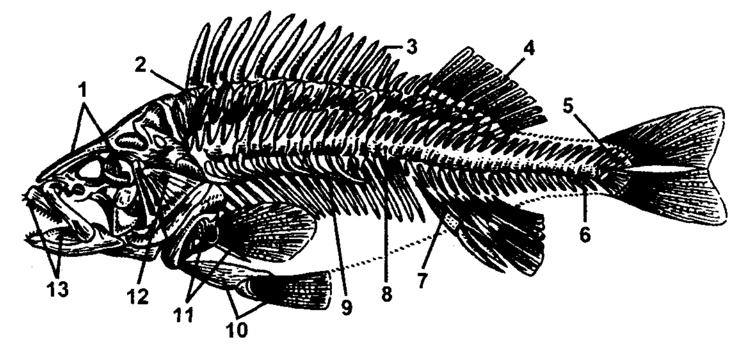


Рис. 266. *Скелет костистой рыбы (окуня):*
1 – кости черепа; 2 – основные элементы спинного плавника; 3, 4 – лучи спинного плавника; 5 – последние позвонки, удерживающие хвостовой плавник; 6 – хвостовые позвонки; 7 – основные элементы анального плавника; 8 – туловищные позвонки; 9 – ребра с придатками; 10 – кости и лучи брюшного плавника; 11 – кости и лучи грудного плавника; 12 – жаберная крышка; 13 – верхняя и нижняя челюсти (по Баклашовой)

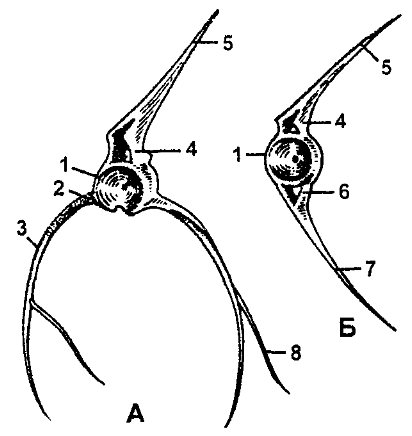


Рис. 267. *Позвонки судака:*
А – туловищный позвонок;
Б – хвостовой позвонок;
1 – тело позвонка;
2 – поперечный отросток;
3 – ребро; 4 – верхняя дуга;
5 – верхний остистый отросток;
6 – нижняя дуга; 7 – нижний
остистый отросток;
8 – мышечная косточка
(по Н. Н. Карташеву и соавт.)

в черепе осетровых). Следовательно, в любом случае кости имеют мезодермальное происхождение.

Скелет подразделяется на осевой и добавочный (рис. 266). Осевой скелет включает в себя позвоночный столб и череп. В позвоночном столбе выделяют туловищный и хвостовой отделы. Позвоночник образован костными позвонками, которые, как и у хрящевых рыб, являются амфицельными (т.е. их тела двояковогнуты – спереди и сзади). От тела вверх отходят верхние дуги, которые, срастаясь между собой, ограничивают позвоночное отверстие. Отверстия всех позвонков образуют позвоночный канал, через который проходит спинной мозг. Верхние дуги продолжаются в непарный верхний остистый отросток (рис. 267). Снизу отходят нижние дуги, но лишь у хвостовых позвонков они смыкаются, образуя гемальный канал, где проходят хвостовая артерия и вена. Внизу нижние дуги заканчиваются нижним остистым отростком. В туловищном отделе нижние дуги короткие и не срастаются, к ним прикрепляются ребра. В отличие от хрящевых рыб, ребра которых ограничивают полость тела лишь сверху, у костных ребра длинные и ограничивают полость тела еще и с боков. Последний хвостовой позвонок имеет поверхность для прикрепления опорных структур хвостового плавника, поэтому он часто уплощен, однако нередко этот позвонок удлиняется, загибается вверх, образуя *уростиль*. Для каждого вида рыб характерно определенное общее количество позвонков, например, у луны-рыбы их 17, у северной сельди – 57, а у угря – 114. Интересно,

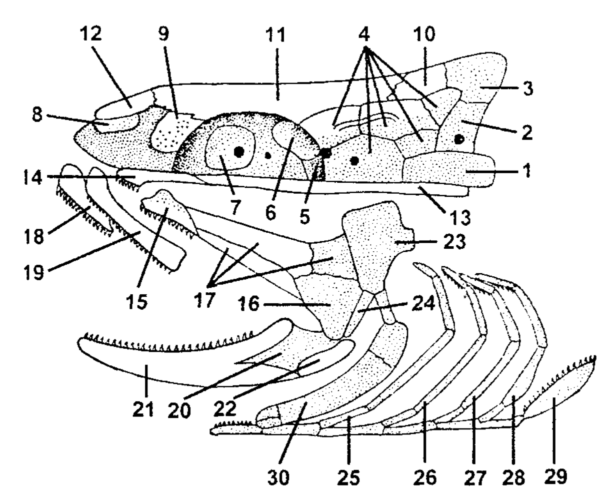


Рис. 268. *Схема черепа костистой рыбы, жаберная крышка и окологлазничное кольцо удалены. Хрящевые кости обозначены мелкими точками:*
1 – нижнезатылочная кость; 2 – боковая затылочная; 3 – верхнезатылочная; 4 – ушные; 5 – основная клиновидная; 6 – крылоклиновидная; 7 – глазоклиновидная; 8 – межобонятельная; 9 – боковая обонятельная; 10 – теменная; 11 – лобная; 12 – носовая; 13 – парасфеноид; 14 – сошник; 15 – нёбная; 16 – квадратная; 17 – крыловидные; 18 – межчелюстная; 19 – верхнечелюстная; 20 – сочленовная; 21 – зубная; 22 – угловая; 23 – гиомандибулярная; 24 – симплектикум; 25 – 29 – 1 – 5-я жаберные дуги; 30 – гиоид (по Шмальгаузену)

что повышение температуры в период эмбрионального развития влечет за собой уменьшение числа позвонков.

Череп состоит из мозгового и висцерального отделов (рис. 268). У костных он гораздо более совершенен, чем у хрящевых рыб, и устроен значительно сложнее. Как мы уже говорили, череп частично или полностью становится костным, причем в его составе имеются как первичные (хондральные) кости, так и вторичные (накладные). В процессе онтогенеза вначале образуется первичный череп из хрящевых зачатков, которые затем окостеневают. Одновременно с этим в кориуме формируются накладные кости. Области окостенений первичного черепа соответствуют отделам мозгового черепа. В затылочном отделе образуются четыре затылочные кости (основная, две боковые и верхняя), ограничивающие затылочное отверстие. Ушные кости формируются

в области слуховой капсулы, которая расположена впереди затылочного отдела, обычно с каждой стороны имеется по пять таких костей. Стенки глазниц (точнее, межглазничной перегородки) образуют непарная основная клиновидная кость, парные крылоклиновидные и глазоклиновидные кости (эту группу костей, в которых у большинства рыб сохраняются хрящевые элементы, также называют сфеноидами). Самую переднюю часть мозгового черепа (она также содержит хрящевые элементы) – обонятельный отдел (обонятельные капсулы) – составляют непарная срединная обонятельная кость (межобонятельная) и парная боковая обонятельная кость. Эти кости сообща также называются обонятельными, или этмоидами.

Первичные кости образуют заднюю и боковые части мозгового черепа, а также частично его дно, но не охватывают крышу, где, как и у хрящевых рыб, остается большое отверстие – фонтанель. Для более полной защиты головного мозга и органов чувств дополнительно к первичным костям образуются вторичные (накладные) кости, которые составляют основу крыши и входят в состав боковых стенок и дна. В задней части находятся парные теменные кости, впереди от них – парные лобные кости, а перед ними – также парные носовые кости. Боковые отделы черепа включают в себя цепочку небольших глазных косточек (переднюю, самую большую еще называют слезной), в совокупности образующих окологлазничное кольцо. Дно мозгового черепа сформировано, главным образом, непарным парасфеноидом и другой непарной вторичной костью – сошником, расположенным спереди. Кости мозгового черепа соединяются между собой неподвижно, повышая тем самым прочность всей конструкции.

Висцеральный череп составляют челюстная, подъязычная и жаберная дуги (напоминаем, что эти образования имеются и у хрящевых рыб), а также кости жаберной крышки. Строение составляющих висцерального черепа более сложно, чем у хрящевых рыб. Челюстная дуга включает в себя большое количество хондральных и накладных костей. Верхнечелюстной

отдел в переднем отделе образован парными нёбными костями, в среднем – тремя крыловидными (две из них являются накладными, а одна хондральной), в заднем – парными квадратными костями. Все они являются производными нёбно-квадратного хряща, описанного ранее у хрящевых рыб. Однако эти первичные кости в большей степени выполняют функцию дна черепа, а непосредственно верхнюю челюсть образуют накладные парные кости: верхнечелюстные и предчелюстные.

Из меккелева хряща, который у хрящевых рыб служит нижней челюстью, образуется первичная сочленовная кость, однако у костных рыб она лишь образует челюстной сустав с квадратной костью верхней челюсти. Основную же часть нижней челюсти составляют парные вторичные кости: крупная зубная кость, которая покрывает часть сочленовной кости, и мелкая угловая кость (она сзади соединяется с сочленовной костью). Таким образом, первичные челюсти костных рыб (т.е. кости, возникшие из нёбно-квадратного и меккелева хрящей) образуют челюстной сустав, тогда как непосредственно челюсти образованы вторичными костями. Наличие вторичных челюстей позволяет значительно разнообразить способы захвата и удержания пищи, приспосабливаться к определенному типу пищи, именно этим можно объяснить различные формы ротового аппарата и, соответственно, видовое разнообразие (рис. 269). Это выгодно отличает костных рыб от хрящевых, ротовой аппарат которых устроен однотипно, и поэтому они не способны потреблять такую разнообразную пищу, как различные виды костных рыб.

Подъязычная и жаберные дуги, в общем, образованы теми же элементами, что и у хрящевых рыб, однако все они костные (причем эти кости первичные). Жаберных дуг также пять, но последняя из них подвергается сильной редукции и развита заметно хуже остальных. Подвижное соединение мозгового и висцерального отделов черепа у костных рыб осуществляется при помощи подъязычной дуги, при этом гиомандибуляре образует сустав со слуховым отделом мозгового черепа. Напомним, что такой тип черепа называется гиостилическим.

Рис. 269. *Различные формы строения ротового аппарата рыб (по С. И. Левушкину и соавт.)*

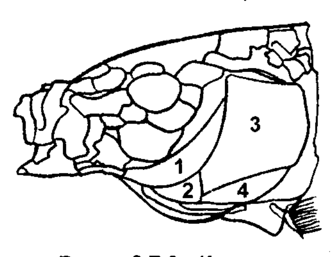


Рис. 270. *Кости жаберной крышки: 1 – предкрышка; 2 – межкрышка; 3 – крышка; 4 – подкрышка (по С. И. Левушкину и соавт.)*

Жаберная крышка, присущая только костистым рыбам, прикрывает с боков жаберные дуги. Она состоит из четырех плоских накладных костей: крышка, предкрышка, подкрышка и межкрышка (270). Жаберная крышка прикрепляется к гиомандибуляре.

Д о б а в о ч н ы й   с к е л е т образован костями свободных

Рис. 271. *Плечевой пояс и грудной плавник судака:*
1 – лопатка; 2 – коракоид; 3 – клейтрум; 4 – надклейтрум; 5 – заднетеменная кость; 6 – заднеключичная кость; 7 – радиалии; 8 – костные кожные лучи (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

конечностей и их поясов. Пояс передних конечностей – грудных плавников – образован небольшими лопаткой и коракоидом, которые являются первичными костями, и цепочкой вторичных костей, самая крупная из которых – *клейтрум*, имеющая серповидную форму (эту кость еще называют ключицей), которая соединяется с задним отделом мозгового черепа (рис. 271). У грудных плавников отсутствуют базалии, поэтому костные радиалии прикрепляются непосредственно к костям пояса. Скелет самих плавников образован костными лучами кожного происхождения, которые прикрепляются к радиалиям.

Пояс задних конечностей (тазовый пояс) состоит из двух сросшихся костей, свободно лежащих в толще мышц, к которым прикрепляются костные лучи брюшных плавников (рис. 272). Следовательно, у брюшных плавников отсутствуют не только базалии, но и радиалии.

Непарные конечности поясов не имеют, их опорой являются только костные лучи. Таким образом, добавочный скелет у костных рыб устроен проще, чем у хрящевых.

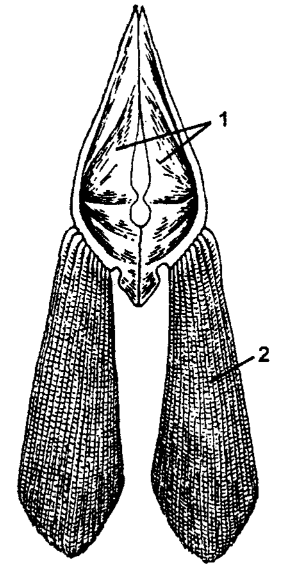


Рис. 272. *Тазовый пояс и брюшной плавник судака:*
1 – тазовые кости; 2 – кожные костные лучи (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

Кроме описанных костей, опору для соматической мускулатуры образуют многочисленные тонкие межмышечные (их также называют мускульными, или туловищными) косточки, которые находятся в толще мышц. По своему происхождению они являются окостеневшими сухожилиями.

Мышечная система костных рыб развита лучше, чем у хрящевых, что позволяет им совершать значительно более сложные движения. Она представлена мышцами туловища, головы и плавников. Основную массу составляет мускулатура туловища, которая так же, как и у хрящевых рыб, отчетливо сегментированна и состоит из расположенных вдоль тела толстых мышечных массивов, разделенных прослойками соединительной ткани – миосептами на S-образно изогнутые миомеры (рис. 273). При этом количество миомеров соответствует числу позвонков.

Среди мышц туловища лучше всех развита большая боковая мышца, которая продольным тяжом простирается от головы до хвоста, разделяясь посередине продольной соединительнотканной прослойкой – горизонтальной перегородкой. Над большой боковой мышцей находится прямая боковая поверхностная мышца (у лососевых в ней накапливается много жира), а по нижней стороне тела – прямая брюшная мышца (у некоторых,

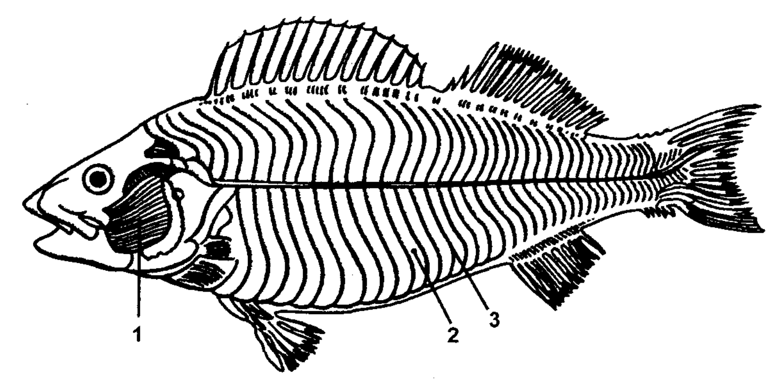


Рис. 273. *Мускулатура костистой рыбы (окуня):*
1 – мускулатура челюстного аппарата; 2 – миомеры; 3 – миосепты (по Кузнецову и соавт., с изменениями и дополнениями)

например у угрей, она отсутствует). Между последними двумя мышцами располагаются косые мышцы.

Поскольку основная масса мышечной ткани находится на спинной стороне тела, именно там у рыб располагается центр тяжести. Если у рыбы нарушается деятельность плавников или их попросту отрезать, рыба непременно переворачивается брюшной стороной вверх. Основной функцией мышц туловища является волнообразное изгибание тела в сагиттальной плоскости, что обеспечивает движение рыбы.

Мышцы головы управляют движениями челюстного аппарата и жаберных крышек, поэтому их еще называют висцеральной мускулатурой. Мускулатура плавников изменяет положение парных плавников и стабилизирует непарные плавники. В последнем случае по бокам от радиалий симметрично располагаются мышечные пучки. Эти мышцы не сегментированы.

Вся соматическая мускулатура образована поперечнополосатыми мышечными волокнами, которые развиваются непосредственно из миотомов сомитов. У рыб эти волокна уже дифференцированы на красные и белые. Напоминаем, что красные мышечные волокна содержат больше миоглобина (дыхательного пигмента, близкого к гемоглобину, также способного связывать молекулярный кислород), но меньше сократимых миофибрилл, кроме того, в саркоплазме много капель жира. Поэтому они способны к длительной работе, но не проявляют большой мощности. Эти волокна располагаются в мышцах более поверхностно. Белые волокна беднее миоглобином, но содержат гораздо больше сократительных миофибрилл, благодаря чему они способны мощно сокращаться, однако не так долго, как красные. Поэтому при медленном движении с постоянной скоростью сокращаются, в основном, красные волокна, тогда как резкое ускорение обеспечивают белые волокна. Основная часть мышечных волокон белая (например, у жереха они составляют 96,3%), однако у мигрирующих рыб доля красных волокон несколько больше.

Состояние мышечной системы зависит от многих факторов (возраста, образа жизни, величины и т.д.), например, у кеты (представителя лососевых рыб) после нереста мышечная ткань теряет почти весь жир (до 98,4%) и более половины (57%) белка.

Скопления специализированных мышечных волокон образуют элекрические органы рыб, которые могут располагаться в разных частях тела в зависимости от видовой принадлежности рыбы (чаще всего они находятся по бокам тела). Электрический орган напоминает аккумуляторную батарею, он состоит из особых мышечных пластинок, разделенных студенистой тканью. Чем мощнее электрический орган, тем больше в его составе пластинок.

Следует отметить, что слабые электрические разряды способны испускать многие виды, не имеющие специализированных органов (например, ставрида, окунь и др.). В морской воде такие разряды распространяются на 10 – 15 м (в пресной только на 2 м, поскольку в ней мало электролитов) и позволяют рыбе ориентироваться или посылать сигналы другим особям. Слабоэлектрические рыбы имеют специализированные электрические органы, правда, небольшие. Они способны испускать разряды менее 17 В, что позволяет хорошо ориентироваться в мутных водах. Наконец существуют виды, которые способны генерировать разряды до 600 В (например, электрический угорь, электрический сом). Столь мощные разряды способны временно оглушить жертву или врага и даже убить его. Неосторожное обращение с такими рыбами очень опасно для человека.

Пищеварительная система костных рыб включает в себя те же отделы, что и у хрящевых. Положение ротового отверстия зависит от способа питания рыбы. У планктоноядных форм рот занимает верхнее положение, у хищников он конечный, а у бентосоядных (подбирающих пищу со дна) – нижний, кроме того, встречаются различные переходные варианты (рис. 274). Некоторые виды имеют выдвижной рот, что позволяет им более эффективно рыться в илистом дне в поисках пищи (рис. 275).

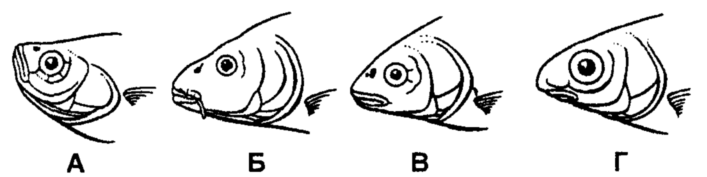
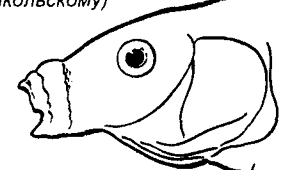


Рис. 274. *Положение рта у карповых рыб: А – верхний у чехони; Б – конечный у сазана; В – полунижний у воблы; Г – нижний у остролучки (по Никольскому)*


Рис. 275. *Выдвижной рот у сазана (по Никольскому)*

Ротовая полость снабжена многочисленными зубами, которые несут целый ряд костей обоих отделов черепа (мозгового и висцерального): верхнечелюстные, межчелюстные, зубные кости (напоминаем, что все эти кости принадлежат челюстному аппарату), нёбные, сошник и копула подъязычной дуги. Все зубы обычно однотипны и наклонены по направлению к глотке, поэтому рыбы могут только удерживать добычу, или отрывать от нее куски (например, пираньи), но не могут ее жевать. Обычно зубы прирастают к поверхности кости, иногда они присоединяются подвижно. Основу зуба составляет дентин, покрытый снаружи тонким слоем эмали. В течение жизни изношенные зубы заменяются новыми. У мирных рыб (так называются виды, питающиеся растительной пищей или планктоном) в ротовой полости зубы отсутствуют. Так же, как и у хрящевых рыб, у костных отсутствует настоящий язык, имеющаяся вместо него складка слизистой оболочки лишена собственных мышц и поэтому не способна выдвигаться (у некоторых видов на этой складке могут даже находиться зубы).

Пронизанная жаберными щелями глотка активно участвует в процессах питания. Поступление пищи в ротовую полость происходит за счет движения жаберных крышек, при этом вода вместе с пищей засасывается в ротовую полость, из нее проходит в глотку и выталкивается из нее через жаберные щели. При этом пища остается в глотке, поскольку ее не пропускают жаберные тычинки, расположенные на жаберных дугах.

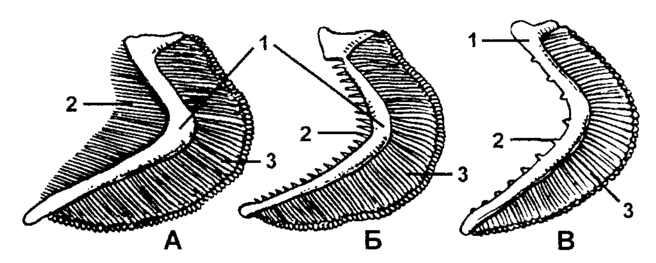


Рис. 276. *Жаберные тычинки рыб:*
А – планктоноядной; Б – бентосоядной; В – хищной; 1 – жаберные дуги; 2 – жаберные тычинки; 3 – жаберные лепестки
(по И. М. Анисимовой и соавт., с изменениями и дополнениями)

Строение и количество тычинок у разных видов неодинаково и зависит от характера питания. У рыб, питающихся планктоном (планктонофагов), длинные многочисленные тычинки в совокупности образуют фильтрационный аппарат, отделяющий пищу от проходящей через жаберные щели воды (рис. 276). У видов, питающихся крупной пищей (хищных рыб), тычинки значительно короче или вообще не развиты, поскольку им нужно не отцеживать пищу, а удерживать ее. С этой задачей вполне справляются сами жаберные дуги, не пропуская крупные куски в жаберные щели. У некоторых видов на задней жаберной дуге имеются широкие и массивные глоточные зубы, которые перетирают пищу (рис. 277). Такие зубы обычно образуются у бентосоядных мирных рыб (например, у карповых), у которых в ротовой полости нет зубов. Слюнные железы у костных рыб, так же как и у хрящевых, отсутствуют.

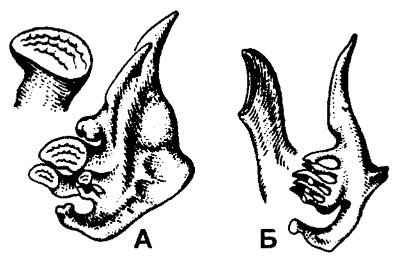


Рис. 277. *Глоточные зубы карповых рыб:*
А – сазан; Б – лещ (по Никольскому)

Короткий пищевод ведет в желудок, который анатомически выражен не у всех видов, например, он отсутствует у карповых, некоторых бычков и др. Желудок переходит в тонкую кишку, в начальный отдел которой впадают

протоки печени и поджелудочной железы. Именно в этом отделе кишечника расщепляется большая часть высокомолекулярных соединений пищевой кашицы, а также осуществляется всасывание. Тонкая кишка костных рыб значительно длинней, чем у хрящевых, она образует петли (первая из них называется двенадцатиперстной кишкой), что увеличивает всасывательную поверхность. У многих видов на границе между желудком и тонкой кишкой имеются пилорические придатки, в которых расщепляются белки и всасываются аминокислоты. Гистологически придатки соответствуют начальному отделу кишки, они обеспечивают значительное увеличение функциональной поверхности. Так, например, у радужной форели общая длина придатков превышает длину кишки в шесть раз, а поверхность всасывания превышает площадь внутренней поверхности тонкой кишки в 3,2 раза. Количество пилорических придатков варьирует от 3 (у окуня) до 400 (у лососей).

Печень крупная, обычно многолопастная (например, у карповых число лопастей может достигать семи), относительная масса печени костных рыб меньше, чем хрящевых (1 – 8% от массы тела), но функции ее те же. Желчный пузырь имеется. Анатомически оформленная поджелудочная железа отсутствует, ее структуры диссоциированы в ткани печени. Она выполняет экзокринную и эндокринную функции. Как экзокринная железа, она синтезирует и выделяет пищеварительные ферменты – трипсин, амилазу, мальтазу, липазу и др., которые через протоки поступают в полость тонкой кишки. В качестве эндокринной железы печень синтезирует некоторые гормоны, поступающие в кровь. У высших костных рыб (представителей надотряда костистых) эндокринные клетки уже обособляются в виде островков Лангерганса.

Тонкая кишка переходит в толстую, которая внешне практически не отличима от тонкой. Спиральный клапан имеется только у низших форм (осетровые, двоякодышащие), у высших костных рыб он отсутствует. Общая длина пищеварительного тракта широко варьирует у разных видов, что, прежде всего, связано с характером пищи – у растительноядных она длиннее (например,

у толстолобика превышает длину тела в 6 – 15 раз), у всеядных рыб короче (например, кишечник карася длиннее тела в 2 – 3 раза), а у хищных рыб – совсем короткий (например, у судака или щуки составляет всего 0,6 – 1,2 длины тела).

Клоака имеется только у двоякодышащих рыб, у всех остальных кишечник открывается наружу анальным отверстием.

У большинства костных рыб имеется плавательный пузырь, который эмбрионально развивается как вырост дорзальной стенки передней части пищеварительного тракта. В зависимости от того, сохраняется ли связь пузыря с пищеводом, рыбы могут быть *открытопузырными* и *закрытопузырными*. У некоторых видов пузырь посредством группы мелких костей связан с перепончатым лабиринтом внутреннего уха, что позволяет рыбе воспринимать импульсы от изменяющего объем плавательного пузыря при смене положения тела в пространстве (рис. 278). Сообщение пузыря с органом равновесия называется аппаратом Вебера. Плавательный пузырь заполнен воздухом, что существенно уменьшает удельный вес рыбы и позволяет ей зависать в воде (напомним, что хрящевые рыбы, у которых плавательный пузырь отсутствует, прекращая движение, сразу же начинают погружаться в глубину). Рыбы могут произвольно изменять объем газа в пузыре, что ведет к уменьшению или повышению плавучести. У открытопузырных это происходит легко – путем обычного

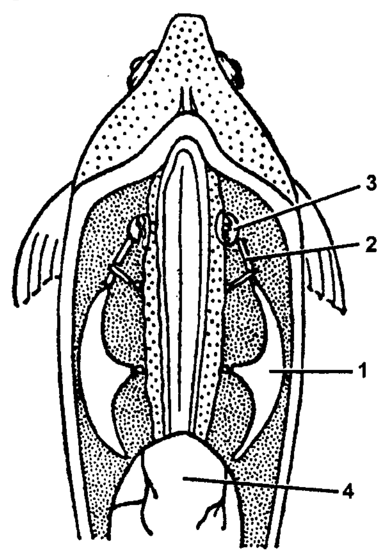


Рис. 278. *Схема строения аппарата Вебера:*
1 – рычаг; 2 – промежуточная кость; 3 – покрышка; 4 – плавательный пузырь

сжатия или расширения пузыря. Закрытопузырные рыбы для этого имеют в стенке пузыря специальную сеть кровеносных капилляров, которые поглощают или выделяют газ в зависимости от потребностей рыбы.

Дыхательная система, как и у всех первичноводных животных, представлена эктодермальными жабрами. Организация жаберного аппарата во многом сходна с аппаратом хрящевых рыб, но имеется ряд особенностей. Прежде всего частично (у осетровых) или полностью (у высших костных) редуцируются межжаберные перегородки, поэтому жаберные лепестки у них расположены непосредственно на жаберных дугах и омываются водой не с одной, а с обеих сторон (рис. 279, 280). Кроме того, у высших костных рыб отсутствует полужабра на подъязычной дуге, поэтому у них функционируют четыре пары жабр. Лишь у костных рыб имеется жаберная крышка, которая активно участвует в дыхательном акте и позволяет интенсифицировать

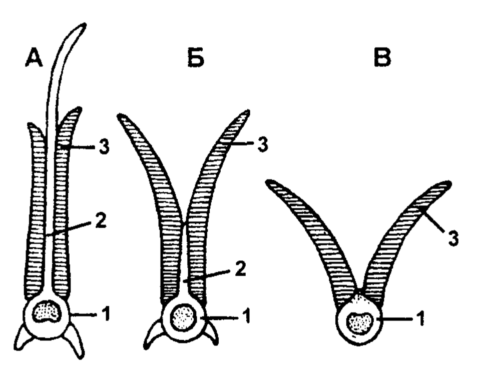


Рис. 279. *Схема прикрепления жаберных лепестков у разных групп рыб:*
А – хрящевые рыбы; Б – низшие костные (осетровые); В – костистые; 1 – жаберная дуга; 2 – межжаберная перегородка; 3 – жаберные лепестки (по С. И. Левушкину и соавт.)

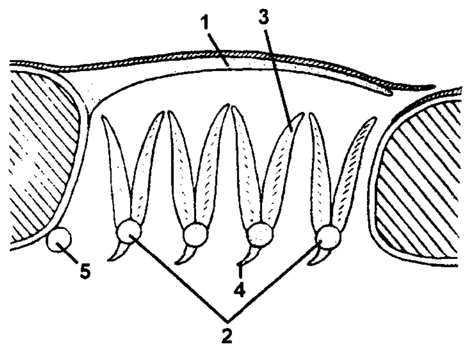


Рис. 280. *Схема жаберного аппарата костистой рыбы:*
1 – жаберная крышка; 2 – жаберные дуги; 3 – жаберные лепестки; 4 – жаберные тычинки; 5 – подъязычная дуга (по С. И. Левушкину и соавт.)

газообмен при неподвижном положении рыбы. Дыхательный акт костных рыб включает в себя два этапа. На первом из них рыба приподнимает жаберные крышки, что создает в около жаберном пространстве пониженное давление и обеспечивает поступление свежей воды через ротовое отверстие. В щель между жаберными крышками и телом вода при этом не поступает, потому что эта щель оказывается прикрытой тонкой мембраной, которая продолжается за края жаберной крышки и при ее движении присасывается к телу, закрывая собой щель. На втором этапе отодвинутые жаберные крышки с силой прижимаются к телу, и возросшее в результате этого давление в околожаберной полости выталкивает оттуда воду во внешнюю среду. При этом вода не выходит изо рта, поскольку ротовое отверстие в тот момент закрывается (рис. 281).

Такой способ поступления и удаления воды используется в состоянии покоя и при медленном движении, однако при высокой скорости плавания костные рыбы вполне могут переключаться на напорный тип вентиляции, описанный выше у акул, при котором вода пассивно поступает через открытое ротовое отверстие и омывает жабры. При этом существенно снижаются энергозатраты (до 30%), так как сокращается объем работы висцеральной мускулатуры и повышается эффективность движения (поскольку жаберные крышки при этом не создают дополнительных выступающих частей, снижающих обтекаемость тела рыбы).

Для рыб характерна очень высокая эффективность газообмена, например, некоторые виды высших костных рыб способны усваивать до 85% растворенного в воде кислорода, тогда как у хрящевых рыб этот показатель существенно ниже (70 – 75%). Это свойство чрезвычайно важно для обитателей водной среды, которая значительно беднее

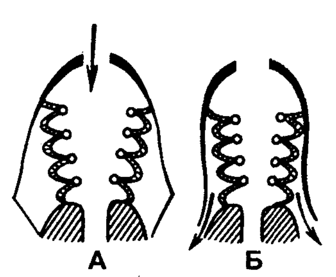
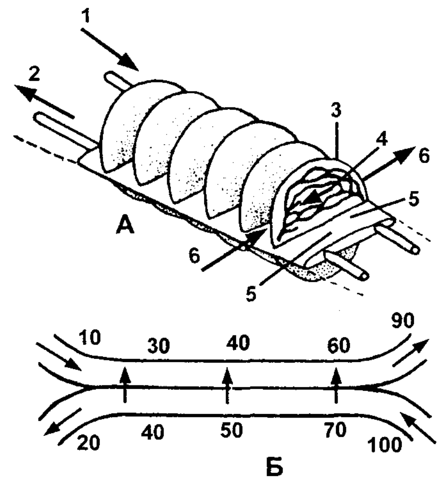


Рис. 281. *Механизм дыхания взрослой рыбы:*
А – вдох; Б – выдох (по Никольскому)

Рис. 282. *Схема противотока воды и крови в жабрах костистых рыб: А – фрагмент жаберного лепестка с жаберными пластинками: 1 – артерия; 2 – вена; 3 – жаберная пластинка; 4 – кровь; 5 – жаберный лепесток; 6 – вода; Б – принципиальная схема противоточного обменника (цифрами обозначена степень насыщения газами воды и крови)(по Шмидт-Ниельсену и Ноак, с изменениями и дополнениями)*



кислородом, нежели воздух (в среднем вода природных водоемов содержит около 5 – 11 мл/л растворенного O_2). Для лучшего усвоения растворенного кислорода жаберные лепестки костных рыб имеют сложную структуру. На них расположены многочисленные вторичные жаберные пластинки, которые лежат перпендикулярно оси лепестка (рис. 282). Кроме того, эффективность газообмена возрастает из-за того, что движение воды, омывающей жабры, и крови в жаберных капиллярах осуществляется в противоположных направлениях (см. рис. 282). Поэтому вода уносит большую часть углекислого газа, диффундирующего из крови, и отдает в кровь большую часть кислорода, при этом выходящая из жаберной полости вода имеет почти такое же содержание этих газов, что и оттекающая от жабр кровь.

Столь совершенные механизмы газообмена приводят к тому, что рыба может использовать не все ресурсы дыхательной системы, например, установлено, что при достаточном насыщении воды кислородом кровоснабжаются только 60% вторичных жаберных пластинок. Однако кровоснабжение усиливается при повышении функциональных нагрузок или снижении содержания кислорода в воде. Общая поверхность газообмена у рыб достаточно велика и зависит от уровня

Таблица 6

Дыхательная поверхность жабр
(по Строганову)

Виды рыб	Масса, г	Дыхательная поверхность жабр	
		$см^2$	$см^2$/кг
Серебряный карась	10,0	16,96	1700
Камбала	135,0	889,00	6762,9
Окунь	73,0	1173,8	16752,1

активности рыб, в зависимости от этого величина показателя у разных видов широко варьирует (табл. 6).

Рыбы, обитающие в условиях постоянного дефицита кислорода, выработали разнообразные адаптации. Например, при гипоксии учащаются дыхательные движения, увеличивается содержание в крови эритроцитов, что позволяет связывать кислород при его небольших парциальных давлениях.

Большое значение имеет кожный газообмен, причем его относительная доля зависит от условий, в которых находится рыба. Например, виды, постоянно обитающие в хорошо аэрируемых водах (например, сиги), не испытывают дефицита кислорода, поэтому у них доля кожного дыхания не превышает 3 – 9% от общего газообмена. Напротив, рыбы, которые живут в условиях регулярного дефицита кислорода (например, вьюны, сомы, угри, карпы и др.), имеют гораздо более высокую долю кожного газообмена (например, у вьюна через кожу поглощается до 85% кислорода и выделяется до 92% углекислого газа). Такие рыбы могут выдерживать длительное время вне воды и сохраняют жизнеспособность, например, во влажной среде карась способен жить до 11 суток, тогда как лещ гибнет через несколько часов.

Многие виды располагают дополнительными органами газообмена, с помощью которых усваивают кислород атмосферного воздуха. В наибольшей степени это выражено у двоякодышащих рыб и африканского многопера, плавательный пузырь которых видоизменился в ячеистое легкое, густо оплетенное кровеносными сосудами. У этих рыб даже имеется второй – «легочный» круг кровообращения. При этом используется не только

кислород воды (при жаберном дыхании), но и кислород атмосферного воздуха (при легочном дыхании). Воздушный газообмен очень эффективен – при легочном дыхании кровь насыщается кислородом на 90%. В меньшей степени плавательный пузырь служит газообмену и многим другим рыбам (например, панцирной щуке, ильной рыбе и др.).

У лабиринтовых рыб в качестве дополнительного органа газообмена образуется кармановидное расширение участка жаберной полости – лабиринт. В этом месте имеются складчатые стенки, обильно пронизанные сосудами, в которых усваивается кислород воздуха. К лабиринтовым рыбам относятся известные аквариумистам макроподы, гурами, лялиусы, петушки и др. У змееголова воздушный газообмен осуществляется в сосудах наджаберной полости, которая представляет собой вырост глотки.

Менее выраженные адаптации к воздушному газообмену имеются у многих рыб. Например, при недостатке кислорода (например, в покрытом длительное время ледяным слоем водоеме) рыбы скапливаются у проруби и захватывают воздух, который насыщает кислородом воду, находящуюся в ротовой полости. Часто рыбы глотают воздух (в прямом, а не переносном смысле), после этого кислород всасывается капиллярами, которые оплетают стенки кишечника. Такой способ газообмена, свойственный только рыбам, довольно продуктивен (с его помощью из воздуха усваивается до 50% кислорода).

Однако избыток кислорода также губителен, как и его недостаток. Установлено, что перенасыщение воды растворенным кислородом приводит к гибели многих рыб (например, линя, карася и др.). При этом нарушаются акты дыхания и координация движений, жабры покрываются пузырьками, кровь становится пенистой. Слишком большое содержание кислорода приводит к нарушениям инкубации икры, при этом отмечается значительная гибель икринок, а среди молоди много уродов.

Кроме кислорода, на ход газообмена оказывает влияние углекислый газ. При чрезмерном содержании этого газа в воде гемоглобин в притекающей к жабрам венозной крови не теряет связи с углекислым газом и поэтому

не связывается с кислородом. Установлено, что содержание углекислого газа в атмосферном воздухе свыше 1 – 5% также делает невозможным связывание гемоглобином растворенного кислорода, и рыба гибнет.

Кровеносная система во многом сходна с хрящевыми рыбами (рис. 283), поэтому мы не будем ее рассматривать целиком, а остановимся лишь на особенностях.

Артериальный конус, свойственный желудочку хрящевых рыб, имеется только у низших костных (осетровых, кистеперых, двоякодышащих), у более высокоорганизованных вместо него образуется *луковица аорты* (рис. 284), которая является расширением начального отдела брюшной аорты и к желудочку не относится (доказательством этому служат гладкие миоциты стенки луковицы), поэтому самостоятельно пульсировать не может.

Артериальная система характеризуется редукцией передней пары жаберных артерий (приносящих и выносящих), поскольку на подъязычной дуге отсутствует полужабра (имеющаяся у хрящевых рыб). Таким образом, сохраняются лишь четыре пары приносящих и выносящих жаберных артерий.

Рис. 283. *Схема кровеносной системы костистых рыб. Заштрихованы сосуды с венозной кровью, белым показаны сосуды с артериальной кровью:*
1 – брюшная аорта; 2 – приносящие жаберные артерии; 3 – выносящие жаберные артерии; 4 – корни спинной аорты; 5 – сонные артерии; 6 – спинная аорта; 7 – подключичная артерия; 8 – кишечная артерия; 9 – хвостовая артерия; 10 – хвостовая вена; 11 – воротная вена почек; 12 – задняя кардинальная вена; 13 – передняя кардинальная вена; 14 – подключичная вена; 15 – кювьеров проток; 16 – воротная вена печени; 17 – печеночная вена; 18 – воротная система печени; 19 – воротная система левой почки; 20 – передняя перемычка, соединяющая корни аорты (по С. И. Левушкину и соавт., с изменениями и дополнениями)

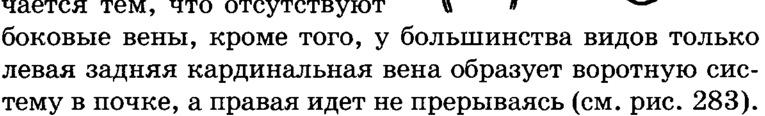


Рис. 284. *Строение сердца костистых рыб:*
1 – венозный синус; 2 – предсердие; 3 – желудочко-аортальный клапан; 4 – брюшная аорта; 5 – луковица аорты; 6 – желудочек; 7 – предсердно-желудочковый клапан (по С. И. Левушкину и соавт., с изменениями и дополнениями)

Парные корни спинной аорты соединяются сзади, формируя спинную аорту, и спереди, образуя характерный для высших костных рыб артериальный головной круг.

Венозная система отличается тем, что отсутствуют боковые вены, кроме того, у большинства видов только левая задняя кардинальная вена образует воротную систему в почке, а правая идет не прерываясь (см. рис. 283).

Значительные изменения в организации кровеносной системы имеются у рыб, освоивших дыхание атмосферным воздухом, при этом у двоякодышащих рыб даже образуется второй круг кровообращения.

Форменные элементы крови у костных рыб относятся к тем же группам, что и у хрящевых. Наиболее многочисленными являются эритроциты, количество которых у разных видов широко варьирует и зависит, прежде всего, от степени подвижности рыбы (например, у малоподвижного карпа их примерно 0,84 млн./мм^3 крови, тогда как у пеламиды – 4,12 млн./мм^3). Лейкоцитов значительно меньше, они бывают зернистыми (в основном, нейтрофилы) и незернистыми (в основном, лимфоциты).

У большинства видов дыхательный пигмент (гемоглобин) находится в эритроцитах, при этом относительное содержание гемоглобина невелико (примерно 0,5 – 4 г/кг массы тела, тогда как у млекопитающих 5 – 25 г/кг). Количество гемоглобина не постоянно и зависит от сезона, например, у карпа зимой выше, чем летом, что можно считать адаптацией к гипоксии, поскольку зимой насыщенность воды кислородом снижается. У некоторых

представителей подотряда нототениевых (отряд окунеобразных), обитающих в богатых кислородом холодных водах Антарктики, гемоглобин отсутствует и кислород растворяется непосредственно в плазме крови, кроме того, у них наряду с жаберным большое значение имеет кожный газообмен (на 1 мм^2 поверхности кожи приходится до 45 мм капилляров).

Органы кроветворения такие же, как и у хрящевых рыб, но у высших костных рыб наиболее активно гемопоэз идет в почках, а также в лимфоидных органах и селезенке.

Лимфатическая система костных рыб развита значительно лучше, чем у хрящевых. Имеется выраженная система сосудов, по которым лимфа оттекает от внутренних органов и тканей. В конечном итоге лимфатические сосуды впадают в вены (обычно в кювьеровы протоки).

Выделительная система, как и у хрящевых рыб, представлена лентовидными мезонефрическими почками, расположенными под брюшиной по бокам позвоночного столба над плавательным пузырем. Мочеточники соединяются в выводной канал, который открывается не в клоаку, а на конце мочеполового сосочка. Передний отдел почек представляет собой сильно редуцированный, но сохранившийся пронефрос. У взрослых рыб он составлен лимфоидной тканью и выполняет функцию кроветворного органа, также в нем задерживаются и погибают старые эритроциты. Почка быстро реагирует на состояние рыбы (например, при недостатке в воде кислорода она уменьшается в объеме).

У примитивных костных рыб (осетровых) в нефронах сохраняется воронка (нефростом), однако у более высокоорганизованных форм она отсутствует. У хрящевых рыб концентрация солей в жидкостях внутренней среды организма ненамного отличается от аналогичного показателя морской воды (подавляющее большинство хрящевых рыб – обитатели моря), поэтому им несложно поддерживать водно-солевой баланс. Внутренняя среда костных рыб содержит иное количество солей, чем в окружающей воде (у пресноводных форм в крови солей больше, а у морских – меньше), поэтому

они вынуждены искусственно поддерживать водно-солевое равновесие внутренней среды.

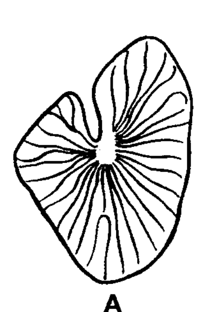
У пресноводных рыб кровь гипертонична по отношению к внешней воде, поэтому, хоть активного питья не происходит, внутрь тела за счет разницы осмотического давления постоянно проникает большое количество излишней воды (через жабры, кожу, ротовую полость, слизистую кишечника). Как мы помним, в сходном положении оказываются пресноводные простейшие (см. раздел, посвященный подцарству простейшие), которые решили проблему выведения излишней воды с помощью сократительной вакуоли, присущей только им. Пресноводные костные рыбы удаляют воду с помощью сильно развитых почек с многочисленными нефронами, которые выделяют огромное количество (более 300 мл/кг массы тела в сутки) слабоконцентрированной (гипотоничной) мочи. Дефицит солей при этом компенсируется активным всасыванием ионов из окружающей воды с помощью жабр, а также реабсорбцией ионов из первичной мочи в канальцах мезонефроса. Главным конечным продуктом азотистого обмена у них является не мочевина (как у хрящевых рыб), а аммиак, который значительно токсичнее и требует гораздо большего разбавления, поэтому большие объемы выделяемой мочи оказываются весьма кстати.

Между тем пресноводные рыбы могут жить и в соленых водоемах, удаляя излишние соли (они поступают с пищей и путем диффузии через жабры) с мочой, фекалиями и частично через кожу.

Осморегуляция у морских рыб осуществляется иначе. У них кровь гипотонична по отношению к внешней воде, поэтому перед ними стоят противоположные проблемы – им нужно удалять лишние соли и удерживать воду, которая теряется осмотическим путем (главным образом, через жабры). Понятно, что выделять так много мочи, как это делают пресноводные рыбы, морским нельзя, поэтому у них в почках меньше нефронов, размеры клубочков малы (у некоторых они даже могут вообще отсутствовать, например у семейства Syngnathidae и некоторых антарктических рыб), причем значительная

часть их вообще не функционирует (не участвует в фильтрации). Сохранение не действующих клубочков полезно, поскольку соленость воды может изменяться и эти структуры, возможно, понадобятся в будущем. При этом значительно снижается объем выделяемой мочи, например, бычок выделяет всего 3 – 23 мл/кг в сутки. Аналогично ведут себя пресноводные рыбы, оказавшись в морской воде, например, угорь в пресной воде образует 60 – 150 мл/кг в сутки, а в морской – 2 – 4 мл/кг в сутки (по данным Строганова, 1962). Легко догадаться, что ограничение потерь воды с мочой не снимает проблему дефицита воды, а только ее облегчает, поскольку воду необходимо где-то брать. Поэтому морские рыбы попросту воду пьют, чего не делают их пресноводные сородичи. Поступившие с морской водой соли удаляются затем через почки, где ионы не задерживаются (как у пресноводных форм), а выводятся, тогда как вода подвергается реабсорбции и поступает в сосудистое русло. Кроме того, всасывание воды происходит не только в почках, но и в мочевом пузыре (он имеется у некоторых видов). Соли выделяются также через жабры. У некоторых проходных рыб в осморегуляции участвует выделяемая кожей слизь.

Половая система костных рыб очень своеобразна и совершенно отлична от хрящевых рыб. *Мужская половая система* состоит из парных вытянутых мешкообразных семенников, от стенок которых внутрь органа отходят многочисленные семенные канальцы, объединяющиеся по направлению к выводному протоку. Если канальцы сильно извиваются в различных плоскостях, то семенник относят к *циприноидному* типу (рис. 285),



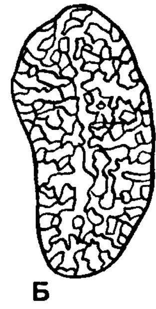


Рис. 285. *Типы строения семенников костистых рыб: А – перкоидный; Б – циприноидный (по И. М. Анисимовой и соавт.)*

такие семенники обычно имеют округлые края, а выводной проток располагается в верхней части органа. Семенники *перкоидного* типа характеризуются радиальным ходом семенных канальцев, при этом выводной проток находится в центре органа, который на поперечном срезе имеет треугольную форму. Ципринеоидные семенники имеются у осетровых, карповых, сомовых, щуковых, тресковых, сельдевых и др., а перкоидные – у колюшковых, окуневых и др.

В отличие от хрящевых, семявыносящие протоки семенников костных рыб самостоятельные, они открываются общим половым отверстием позади анального отверстия. Таким образом, мужские половые протоки костных рыб не имеют никакого отношения к вольфовым протокам, которые у них служат только мочеточниками.

Женская половая система представлена парными (у самок некоторых видов, например у окуня, яичник одиночный) удлиненными мешкообразными полыми яичниками, занимающими в теле примерно такое же положение, что и семенники. Часть оболочки яичника вытягивается и образует проток, через который созревшие яйца (их у рыб обычно называют икринками) выходят либо в мочеполовой синус, либо прямо наружу через самостоятельное непарное половое отверстие, лежащее позади анального отверстия (рис. 286). Таким образом, у самок костных рыб мюллеровы протоки редуцируются. У самок разных видов костных рыб могут иметься различные особенности в организации половой системы.

Развитие. У большинства костных рыб оплодотворение внешнее, при этом процесс откладывания яиц (икры) называется *нерестом*. У некоторых видов он может сопровождаться сложным поведением половых партнеров, особенно сложные ритуалы демонстрируют различные виды цихлид, причем эти рыбы

Рис. 286. *Мочеполовой аппарат самок костистых рыб:*
1 – яичник; 2 – яйцевод; 3 – мочеточник; 4 – половые отверстия; 5 – мочевое отверстие (по Шмальгаузену)

отличаются тем, что выбирают себе партнера (иногда на всю жизнь) в соответствии с собственными взглядами, например, в аквариуме их невозможно принудить вывести потомство с «несимпатичным» представителем противоположного пола. Часто во время нереста изменяется строение рыбы. В отличие от хрящевых, многие виды костных рыб проявляют заботу о потомстве. Это относится к тем же цихлидам, у которых потомство охраняют оба родителя. Самцы лабиринтовых рыб (например, гурами) из пены строят плавучее гнездо, куда помещают икринки (интересно, что самки после икрометания изгоняются самцом и о потомстве не заботятся). Гнездо из травинок строит самец трехиглой колюшки, затем несколько дней присматривает за выклюнувшейся молодью. Интересно заботится о потомстве африканская тиляпия – рыбка вынашивает икринки во рту, но и после выхода молоди в случае опасности мальки быстро заплывают в большой рот родителя и находятся там, пока обстановка не станет спокойной.

Многие виды для нереста мигрируют из моря в реки, обычно туда, где когда-то сами появились на свет (такие рыбы называются проходными). Они демонстрируют удивительные навигационные способности, когда безошибочно находят дорогу за тысячи километров к нужной реке, выбирая ее среди множества других. Полагают, что здесь помогает тонкое обоняние, поскольку лососи сильно возбуждаются, если в окружающую воду добавить воду из родной реки, но остаются невозмутимыми при добавлении воды из реки «чужой». Европейские угри, напротив, во взрослом состоянии живут в реках Европы, но для нереста совершают длительную миграцию в Саргассово море, где на глубине около 200 м нерестятся.

Количество икринок, которое мечет самка, широко варьирует от единичных до астрономических (например, самка луны-рыбы мечет до 30 млн. икринок – рекорд даже среди рыб). Икра некоторых видов свободно плавает в воде, других прикрепляется к водным растениям, поверхности донных камней и других подводных предметов, при этом кладка икры у разных видов выглядит неодинаково. Икринки обычно имеют

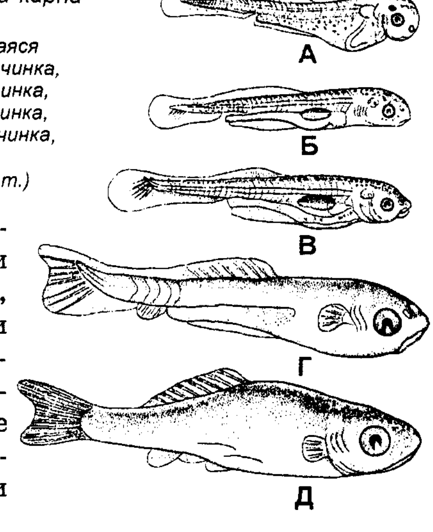


Рис. 287. *Развитие молоди карпа после выклева:*
А – только что выклюнувшаяся предличинка, L = 5,0 мм; Б – личинка, L = 7,5 мм (3-и сутки); В – личинка, L = 8,5 мм (4-е сутки); Г – личинка, L = 12,5 мм (8-е сутки); Д – личинка, L = 16 мм (14-е сутки) (по И. М. Анисимовой и соавт.)

мелкие размеры, покрыты тонкой оболочкой и содержат много желтка, расположенного вблизи одного из полюсов (телолецитальные яйца). Развитие костных рыб чаще всего идет с прохождением личиночной стадии (рис. 287).

Среди костных рыб имеются и живородящие формы, к ним относятся, например, хорошо известные аквариумистам гуппи, меченосцы, моллиенезии и некоторые другие, при этом количество рожденных детенышей может быть достаточно большим, например, бельдюга рождает 100 – 300 детенышей. Значительная часть икринок поедается другими рыбами, как правило, гибнет много молоди, поэтому до взрослого состояния доживает лишь незначительная часть потомства. При этом замечено, что у менее плодовитых рыб относительная доля выжившей молоди значительно выше, чем у более плодовитых.

Нервная система имеет то же разделение, что и у хрящевых рыб. Головной мозг устроен во многом примитивнее, чем у хрящевых рыб (рис. 288). Относительные размеры мозга очень малы (0,02 – 0,94% от массы тела), конечный мозг меньше, чем у хрящевых рыб, он не делится даже неполной перегородкой, поэтому его полость едина и не образует боковых желудочков. Нервные элементы содержатся только в основании и боковых стенках конечного мозга (его крыша образована эпителием). Нижний придаток промежуточного мозга – гипофиз – состоит из передней и промежуточной

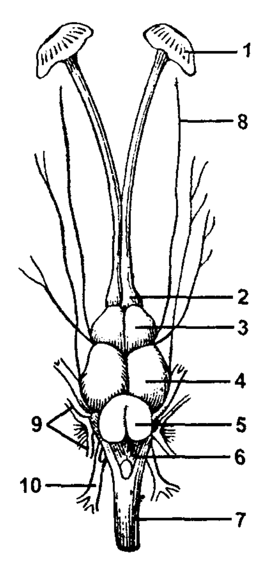


Рис. 288. *Головной мозг окуня:*
1 – обонятельная капсула; 2 – обонятельные доли; 3 – передний мозг; 4 – средний мозг; 5 – мозжечок; 6 – продолговатый мозг; 7 – спинной мозг; 8 – глазничная ветвь тройничного нерва; 9 – слуховой нерв; 10 – блуждающий нерв (по Суворову)

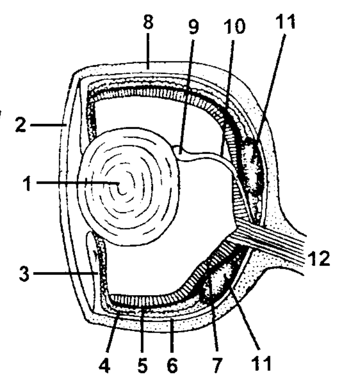
долей. Интегративным центром является относительно большой средний мозг, поэтому головной мозг костных рыб относят к ихтиопсидному типу. Мозжечок тоже имеет значительные размеры, особенно у подвижных видов (например, пелагических рыб или активных хищников). У малоподвижных рыб (например, камбал) мозжечок мал, но относительно хорошо развиты конечный и продолговатый мозг, что особенно важно для восприятия растворенных в воде веществ (обоняние) и осязания. Рыбы не так быстро формируют условные рефлексы, как это делают высшие позвоночные, и быстрее их теряют, но в течение жизни они не только способны воспринимать изменяющиеся условия внешней среды, но и оптимально адаптировать к ней свое поведение.

Организация спинного мозга не имеет существенных отличий от хрящевых рыб.

Вегетативная нервная система организована более сложно, чем у хрящевых рыб. Расположенные вблизи позвоночного столба ганглии не разобщены, а соединяются в два продольных симпатических ствола (правый и левый). Белые соединительные ветви соединяют вегетативные стволы с ЦНС, а серые соединительные ветви – с иннервируемыми органами. Парасимпатический отдел представлен вегетативными волокнами блуждающего нерва.

Органы чувств в основном те же, что и у хрящевых рыб. Орган зрения имеет обычное для рыб строение (рис. 289), плоская роговица и почти шаровидный хрусталик более эффективны в водной среде, но позволяют отчетливо различать только ближние

Рис. 289. *Глаз костистой рыбы, вертикальный разрез:*
1 – хрусталик; 2 – роговица; 3 – радужка; 4 – сосудистая оболочка; 5 – пигментная оболочка; 6 – серебристая оболочка; 7 – сетчатка; 8 – склера с костными отложениями внутри; 9 – вздутие серповидного отростка; 10 – серповидный отросток; 11 – железа сосудистой оболочки; 12 – глазной нерв (по Паркеру)



предметы. От сосудистой оболочки глаза вблизи зрительного нерва отходит серповидный отросток, который вдается в полость глазного яблока и прикрепляется к хрусталику. Когда этот отросток сокращается, он отодвигает хрусталик в глубь глаза, обеспечивая тем самым аккомодацию. Кроме того, характерна серебристая оболочка, которая представляет собой слой сосудистой оболочки, богатый отложениями кристалликов гуанина. Эта оболочка располагается между сосудистой и фиброзонй (белочной) оболочками, впереди она переходит на радужку, образуя ее наружный слой, из-за чего глаз приобретает зеленовато-золотистый блеск.

Количество фоторецепторных клеток в сетчатке достаточно велико (например, у карпа их насчитывается около 50 000 на 1 мм^2 сетчатки). Среди рецепторов различают палочки, которые реагируют на слабый свет, но не могут создать четкого изображения, и колбочки, нуждающиеся в большом количестве света. В зависимости от уровня освещения фоторецепторы располагаются в толще сетчатки по-разному. Если света много, колбочки перемещаются ближе к свету, а палочки оказываются прикрытыми расширившимися пигментными клетками. Соответственно, при слабом освещении все происходит наоборот – колбочки смещаются в глубь сетчатки, а палочки – на ее поверхность. Соотношение фоторецепторов зависит от образа жизни, например, у дневных рыб больше колбочек, а у ночных и глубоководных их практически нет, но многочисленны палочки. Например, у ночной рыбы налима палочек в сетчатке в 14 раз больше, чем у дневного хищника

щуки, у некоторых глубоководных рыб количество палочек становится огромным – до 25 млн./мм^2 сетчатки. Поскольку в сетчатке имеются колбочки, рыбы способны различать некоторые цвета (разумеется, те виды, которые обладают такими фоторецепторами).

У разных видов в строении глаза могут быть свои особенности, например, у кефали и у некоторых сельдей имеется мигательная перепонка. Глаза четырехглазки (обитает в Центральной и в Южной Америке) разделены на две половины – нижняя имеет плоскую роговицу, позволяющую хорошо ориентироваться в воде, а верхняя – выпуклую, которая обеспечивает зрение в воздушной среде. У некоторых видов зрение вторично редуцируется, такие виды ориентируются с помощью других органов чувств.

Орган слуха, как и у хрящевых рыб, представлен внутренним ухом, сочетающим в себе рецепторные поля двух анализаторов – слухового и вестибулярного (рис. 290). Строение внутреннего уха обычно для позвоночных – внутри костного лабиринта слуховой капсулы (его внутренние стенки не костные, а хрящевые!) находится перепончатый лабиринт, который повторяет форму костного и заполнен эндолимфой, в пространстве между двумя лабиринтами циркулирует перилимфа. В отличие от акул, эндолимфатический проток заканчивается слепо в коже головы. Наряду с мелкими отолитами в эндолимфе плавают крупные, которых у большинства высших рыб три, самый крупный из которых находится в круглом мешочке, заполняя его почти целиком.

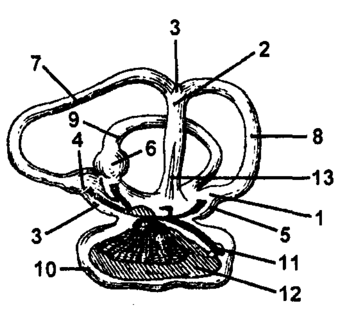


Рис. 290. *Орган слуха окуня:*
1 – овальный мешочек; 2 – верхний синус мешочка; 3 – верхушка мешочка; 4, 5 и 6 – ампулы полукружных каналов; 7, 8 и 9 – полукружные каналы; 10 – круглый мешочек; 11 – ветви слухового нерва; 12 – отолит; 13 – эндолимфатический проток (по Суворову)

Рецепторы, воспринимающие звук, находятся в круглом мешочке. Низкочастотные звуки (от 5 до 25 Гц) рыбы воспринимают боковой линией, а высокочастотные (16 – 13 000 Гц) – внутренним ухом. Диапазон улавливаемых звуков у разных видов широко варьирует, например, угорь воспринимает звуки частотой 36 – 650 Гц, а язь – 25 – 5524 Гц. Следует отметить, что рыбы чувствуют звуки, которые генерируются в воздухе, несмотря на то, что в воду при этом попадает всего 0,01% звуковых волн.

Звуки играют большую роль в жизни рыб, позволяя ориентироваться при поиске корма, межвидовой коммуникации, брачном поведении и т.д. При этом они способны не только улавливать звуки, но и сами издают их (скрипы, щелчки, шорохи и т.п.). Источником звука могут быть различные структуры: плавательный пузырь, кости жаберной крышки, лучи грудных плавников, зубы (челюстные и глоточные) и др. Таким образом, несмотря на метафоричное «нем как рыба», рыбы вполне могут общаться с помощью звуков. Водная среда значительно усложняет механизм их образования, но скорость проведения звука в воде примерно в пять раз выше, чем в воздухе, и достигает 1500 м/сек. Особенно важна звуковая коммуникация у глубоководных рыб, которые постоянно находятся в условиях темноты.

Органы обоняния представлены обонятельными мешками, ноздри (передняя и задняя) расположены между ртом и глазами. Вода проникает через переднее отверстие, омывает сенсорный эпителий и вытекает через заднее отверстие. У быстроплавающих рыб ноздри небольшие, тогда как у малоподвижных они очень крупные, что позволяет обеспечить достаточное поступление анализируемой воды к обонятельным рецепторам. У многих рыб обоняние очень тонкое, например, лососи чувствуют воду родной реки (в которой они появились на свет из икринки) на расстоянии 800 км и безошибочно находят дорогу к ней для нереста.

Органами вкуса являются мелкие вкусовые почки, которые разбросаны по всей наружной поверхности кожи, но особенно они многочисленны в слизистой оболочке ротовой полости, глотки, на жаберных

лепестках, усиках, плавниковых лучах. Вкусовая почка образована скоплениями рецепторных клеток, среди которых располагаются опорные клетки. Чувствительные клетки оплетены нервными окончаниями лицевого, блуждающего и языкоглоточного нервов и снабжены на конце волоском. Установлено, что рыбы определяют сладкое, соленое, кислое и горькое.

Кроме того, хеморецепцию (восприятие химических раздражителей) осуществляют свободные окончания тройничного и блуждающего нервов, а также спинномозговых нервов.

Органы боковой линии имеют типичное строение, они представлены погруженным в кожу каналом, который тянется вдоль всего тела и сообщается с окружающей водой посредством многочисленных отверстий, пронизывающих чешуи. Вода свободно проникает через отверстия в канал, течет по нему и анализируется чувствительными клетками, которые этот канал выстилают. Группа рецепторных клеток вместе с окружающими их нервными волокнами составляют непосредственно чувствительный орган – невромаст.

Для многих видов рыб большое значение имеют органы, воспринимающие электрическое и магнитное поля. Такие органы расположены на всей поверхности тела, но больше всего их на голове и вблизи нее. Особенно важно восприятие электромагнитных сигналов для рыб, обитающих в мутной воде, где видимость практически отсутствует и ориентация с помощью зрения становится невозможной. Например, нильский слоник постоянно генерирует электромагнитные импульсы и воспринимает отраженные волны, анализируя полученную информацию, рыбка отлично ориентируется в непрозрачной воде.

Поведение костных рыб сложнее, чем у хрящевых, условные рефлексы многочисленны, причем вырабатываются значительно легче, а затухают медленнее. Это позволило костным рыбам отлично приспосабливаться к самым разнообразным условиям обитания, что нашло отражение в более высоком (чем у хрящевых рыб) видовом разнообразии.

Надкласс Наземные позвоночные (Tetrapoda)

Эту систематическую группу образуют наземные, или вторичноводные, позвоночные животные. Конечности пятипалого типа, приспособленные для перемещения по твердому субстрату, у вторичноводных форм видоизменяются в ласты или плавники, некоторые формы (например, червяки, змеи, некоторые ящерицы) вторично утратили конечности. Органами дыхания являются легкие, которые осуществляют газообмен между атмосферным воздухом и кровью, в связи с этим имеется второй круг кровообращения – малый, или легочный.

Класс Земноводные, или Амфибии (Amphibia)

Амфибии являются наиболее примитивными наземными животными. Поскольку в яйце отсутствует амниотическая полость (вместе с круглоротыми и рыбами земноводные относятся к анамниям), они размножаются в воде, где проходят начальные этапы их развития. Взрослые особи в той или иной мере также связаны с водой, поскольку система защиты организма от потери воды несовершенна. Это самый малочисленный класс среди позвоночных животных, насчитывающий примерно 2100 – 2600 видов, область их обитания ограничена прибрежными областями пресных водоемов, морские виды отсутствуют. Класс включает в себя три отряда: хвостатые, безногие и бесхвостые, представители которых отличаются между собой главным образом внешним строением.

Внешнее строение у разных отрядов неодинаково. У хвостатых отчетливо различаются голова, туловище и хвост, соответственно, у бесхвостых отсутствует хвост, а у безногих – конечности.

Анатомия. *Покровы тела* у земноводных голые, т.е. лишены каких-либо роговых или костных образований. Наряду с легкими, кожа является важным органом газообмена, поэтому она всегда сохраняется влажной – кислород сначала растворяется в жидкости, покрывающей кожу, после чего диффундирует в кровь,

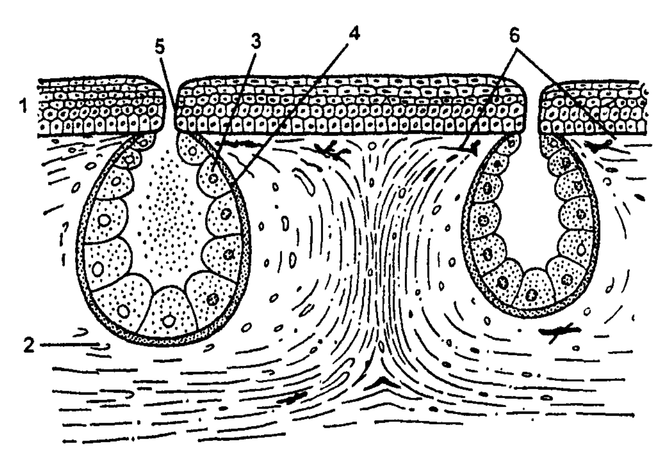


Рис. 291. *Схема строения кожи лягушки (разрез):*
1 – эпидермис; 2 – кориум; 3 – железистые клетки кожной железы;
4 – мускульный покров железы; 5 – выводной проток кожной железы;
6 – пигментные клетки (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

то же самое происходит и с углекислым газом, но в обратном направлении. Это объясняет наличие в коже большого количества многоклеточных желез (напомним, что у рыб кожные железы одноклеточные), которые имеют эпидермальное происхождение, но погружены в толщу кориума (рис. 291). Выделения желез не только способствуют газообмену, но и содержат бактерицидные вещества, предохраняющие от развития инфекций. Некоторые железы выделяют ядовитый секрет, который защищает от нападения хищников (ядовитые свойства кожных выделений некоторых древесных лягушек столь велики, что местные племена тропических лесов Центральной Америки используют их для обработки наконечников стрел). Верхний слой эпидермиса у амфибий (особенно длительно находящихся вне воды, например у жаб) ороговевает.

Под многослойным эпидермисом располагается соединительнотканный кориум, в котором находятся пигментные клетки, определяющие окраску животного.

Через кожу в организм животного легко проникает вода, поэтому, находясь в воде, амфибии могут не пить. Кожа земноводных прикрепляется к телу не на всем

Рис. 292. *Лимфатические мешки лягушки:*
А – сверху; Б – снизу. Пунктирные полоски означают кожные перегородки между лимфатическими мешками (по Брэму)

протяжении, а в определенных участках, пространства между которыми – лимфатические мешки – заполнены тканевой жидкостью (рис. 292).

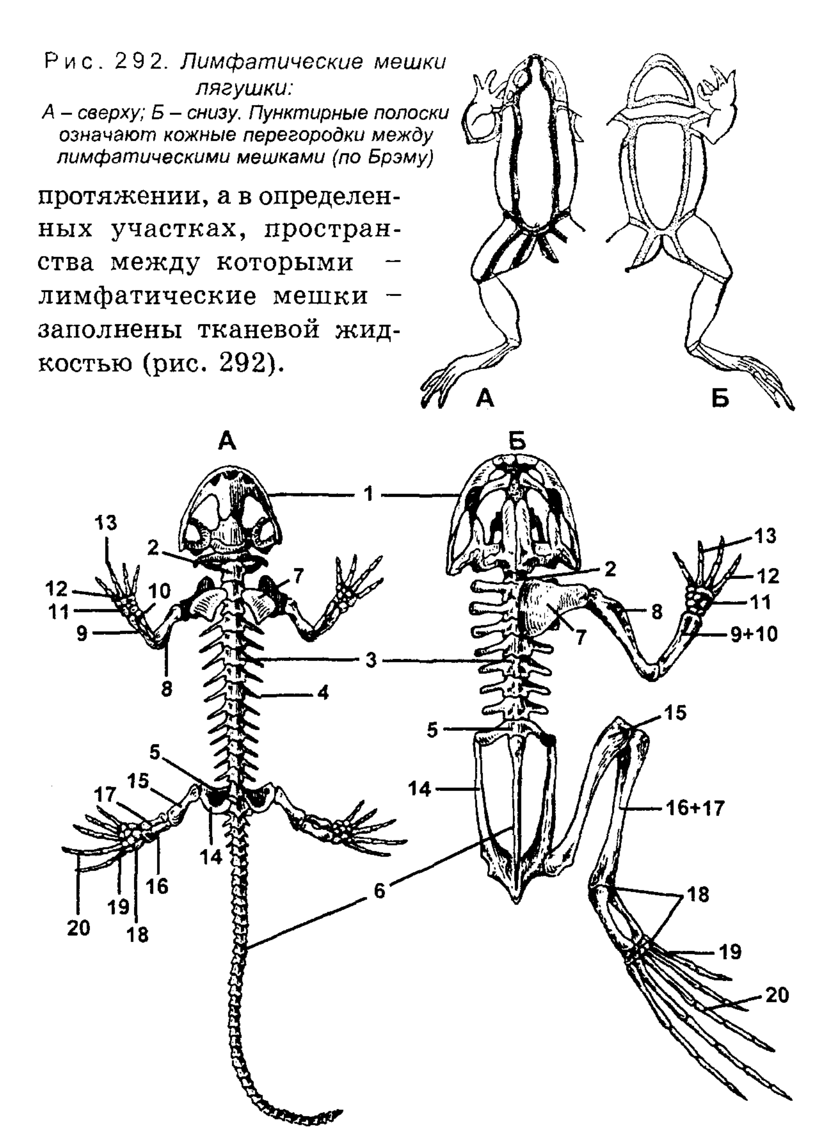


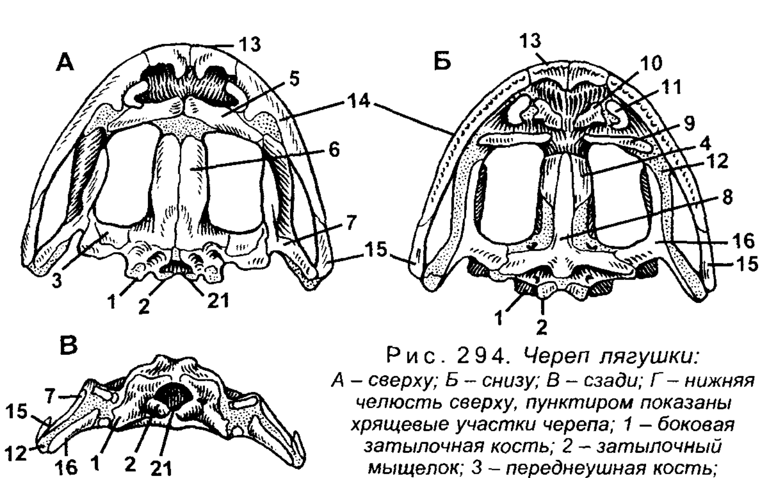
Рис. 293. *Скелеты:*
А – саламандры; Б – лягушки; 1 – череп; 2 – шейный позвонок; 3 – туловищные позвонки; 4 – ребра; 5 – крестцовый позвонок; 6 – хвостовые позвонки (у лягушки – уростиль); 7 – плечевой пояс; 8 – плечо; 9 – поктевая кость; 10 – лучевая кость; 11 – запястье; 12 – пясть; 23 – фаланги пальцев; 14 – подвздошные кости таза; 15 – бедро; 16, 17 – большая и малая берцовые кости; 18 – предплюсна; 19 – плюсна; 20 – фаланги пальцев (по С. И. Левушкину и соавт.)

Скелет, как и у всех позвоночных, подразделяется на осевой и добавочный со всеми отделами, которые уже были перечислены выше при описании скелета рыб, однако частная организация скелета амфибий имеет ряд особенностей, связанных с наземным образом жизни (рис. 293). Позвоночный столб значительно более широко дифференцирован на отделы, чем у рыб. В нем выделяют отделы: шейный (один позвонок), туловищный (количество у разных видов варьирует от 7 у бесхвостых до 100 и более у безногих), крестцовый (один позвонок) и хвостовой (позвонки у хвостатых многочисленны, а у бесхвостых они срастаются в единую кость – уростиль).

У амфибий имеется только один шейный позвонок, его наличие весьма важно, поскольку, в отличие от рыб, земноводные (особенно бесхвостые) не могут так быстро разворачивать свое тело, а шейный позвонок делает голову подвижной. Следует отметить, что подвижность головы у земноводных крайне мала – они не могут ее поворачивать, но способны ее наклонять. Этому способствует подвижное сочленение шейного позвонка с черепом посредством двух мыщелков.

К туловищным позвонкам прикрепляются ребра, которые у амфибий короткие и не формируют грудной клетки. При этом настоящие дискретные ребра имеются только у безногих, у хвостатых они намного меньше, а у бесхвостых они срастаются с поперечными отростками позвонков. Единственный крестцовый позвонок служит местом прикрепления подвздошных костей таза. Многочисленные позвонки хвостового отдела, подобно рыбам, имеют верхние и нижние дуги, у бесхвостых, напомним, они срастаются в одну кость – уростиль (см. рис. 293).

Позвонки у разных амфибий могут различаться по своему типу. В частности, у безногих и низших хвостатых позвонки амфицельные с сохранившейся хордой, как у рыб. У высших хвостатых позвонки опистоцельные, т.е. тела спереди выгнуты, а сзади вогнуты. У бесхвостых, наоборот, передняя поверхность тел позвонков вогнута, а задняя выгнута, такие позвонки называются процельными. Наличие на телах позвонков



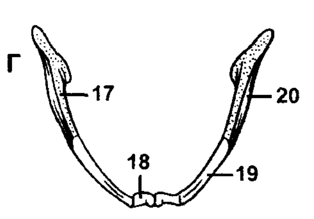


Рис. 294. *Череп лягушки:*
А – сверху; Б – снизу; В – сзади; Г – нижняя челюсть сверху, пунктиром показаны хрящевые участки черепа; 1 – боковая затылочная кость; 2 – затылочный мыщелок; 3 – переднеушная кость; 4 – клиновидно-обонятельная кость; 5 – носовая кость; 6 – лобно-теменная кость; 7 – чешуйчатая кость; 8 – парасфеноид; 9 – нёбная кость; 10 – сошник; 11 – хоана; 12 – нёбно-квадратный хрящ; 13 – межчелюстная кость; 14 – верхнечелюстная кость; 15 – квадратно-скуловая кость; 16 – крыловидная кость; 17 – меккелев хрящ; 18 – подбородочно-челюстная кость; 19 – зубная кость; 20 – угловая кость; 21 – большое затылочное отверстие (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

сочленовных поверхностей и сочленовных отростков обеспечивает не только прочное соединение позвонков, но и делает весь позвоночный столб достаточно подвижным, что особенно важно для передвижения хвостатых амфибий в воде за счет боковых изгибов тела (наподобие рыб) без участия конечностей. Кроме того, позвоночный столб может выполнять вертикальные движения.

Череп амфибий характеризуется большим количеством хрящевых элементов, которые не окостеневают в течение всей жизни. Покровных (накладных) костей немного. Затылочный отдел у всех земноводных образован двумя боковыми затылочными костями, каждая из которых несет по одному бугорку – мыщелку. С помощью мыщелков череп сочленяется с шейным позвонком (рис. 294). Затылочные кости ограничивают затылочное отверстие. Большая часть слуховой капсулы

остается хрящевой, в ней образуется только одна парная переднеушная кость небольших размеров (напомним, что у костистых рыб в области слуховой капсулы имеется пять пар ушных костей). При окостенении хряща передней части черепа образуется клиновиднообонятельная кость (у бесхвостых она непарная, а у хвостатых парная), которая кольцом охватывает переднюю часть глазничной области. Обонятельная капсула первичного черепа остается полностью хрящевой.

Покровные кости образуют дно, крышу и боковые стенки мозгового черепа. При этом крышу составляют лобные и теменные кости, которые у бесхвостых срастаются в парные лобно-теменные кости и носовые кости, прикрывающие лобную фонтанель хрящевого черепа (у безногих эти кости срастаются с предчелюстными костями). По бокам задней части черепа находятся чешуйчатые кости, которые наиболее выражены у безногих. Дно мозгового черепа формирует крупная кость – парасфеноид, впереди него располагается парный сошник (у рыб эта кость непарная). В образовании дна мозгового черепа также участвуют кости висцерального черепа: нёбные (прилегают к сошнику) и крыловидные (прилегают к чешуйчатой кости), образующиеся на нижней поверхности нёбно-квадратного хряща.

Висцеральный череп также в основном хрящевой. В частности, пожизненно сохраняется меккелев хрящ (его передняя часть окостеневает, превращаясь в подбородочно-челюстную кость), который вместе с прикрывающими его зубной и угловой костями составляет нижнюю челюсть. Нёбно-квадратный хрящ также не окостеневает. Функционирующими являются вторичные челюсти, образованные межчелюстными (предчелюстными) и верхнечелюстными костями, которые расположены в виде костной дуги кнаружи от нёбно-квадратного хряща. Кзади от верхнечелюстной кости находится квадратно-скуловая кость, образующая по краю рта нижнюю височную дугу. Меккелев хрящ подвижно сочленяется с задней частью нёбно-квадратного хряща посредством суставного отростка. Остается добавить, что череп амфибий имеет плоскую форму и относительно

широк, что связано с особенностями нагнетания воздуха в легкие (подробнее об этом ниже).

Редукция жаберного дыхания привела к радикальному преобразованию подъязычной дуги, при этом ее нижний элемент – гиоид – совместно с жаберными дугами видоизменяется в подъязычный аппарат (рис. 295), к которому прикрепляются мышцы дна ротовой полости. Верхний элемент подъязычной дуги – гиомандибуляре (подвесок) – перемещается в полость среднего уха, которая гомологична брызгальцу – жаберной щели между челюстной и подъязычной дугами. В среднем ухе подвесок одним концом упирается в центральную часть барабанной перепонки, а другим – в мембрану овального окна внутреннего уха. Подвесок воспринимает колебания барабанной перепонки и передает их на мембрану овального окна, т.е. становится слуховой косточкой – стремечком.

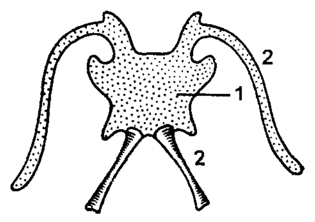


Рис. 295. *Подъязычный аппарат лягушки: 1 – тело; 2 – рожки (по Н. Н. Карташеву и соавт.)*

Изменение подъязычной дуги делает невозможным гиостилическое соединение мозгового и висцерального черепа. В отличие от рыб, висцеральный череп амфибий непосредственно прирастает нёбно-квадратным хрящом ко дну мозгового черепа. Такой тип прямого соединения компонентов черепа без участия элементов подъязычной дуги называется *аутостилией*. Элементы жаберной крышки у амфибий отсутствуют.

Добавочный скелет включает в себя кости поясов и свободных конечностей. Пояс передней конечности (плечевой пояс) представляет собой дугу, состоящую из трех ветвей (рис. 296) и обращенную своей вершиной к брюшной стороне. Спинная часть образована лопаткой (верхняя часть сохраняется хрящевой в виде надлопаточного хряща), брюшная часть – коракоидом (его еще называют вороньей костью), кпереди от него лежит предкоракоидальный хрящ (предкоракоид), на который налегает тонкая ключица (у бесхвостых). Соединяясь между собой, все эти кости образуют суставную впадину для головки плечевой кости. Внутренние неокостеневшие

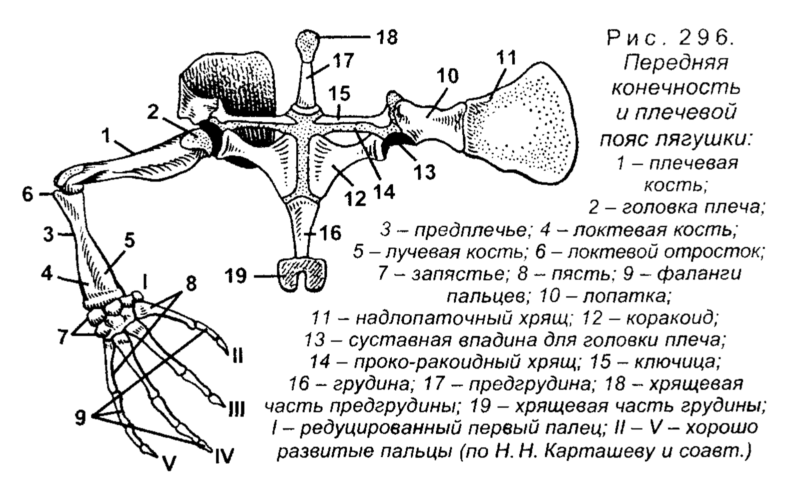


Рис. 296. *Передняя конечность и плечевой пояс лягушки:* 1 – плечевая кость; 2 – головка плеча; 3 – предплечье; 4 – локтевая кость; 5 – лучевая кость; 6 – локтевой отросток; 7 – запястье; 8 – пясть; 9 – фаланги пальцев; 10 – лопатка; 11 – надлопаточный хрящ; 12 – коракоид; 13 – суставная впадина для головки плеча; 14 – проко-ракоидный хрящ; 15 – ключица; 16 – грудина; 17 – предгрудина; 18 – хрящевая часть предгрудины; 19 – хрящевая часть грудины; I – редуцированный первый палец; II – V – хорошо развитые пальцы (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

концы коракоидов и прокоракоидов обеих сторон (правой и левой) соединяются по средней линии. Впереди от этого соединения располагается предгрудина, а сзади – грудина, обе они заканчиваются хрящами. Как и у рыб, кости плечевого пояса амфибий находятся в толще мышц, которые связывают их с осевым скелетом, но сам пояс не связан с осевым скелетом непосредственно. Напомним, что пояс обеспечивает опору для свободной конечности.

Свободная конечность амфибий, как и всех наземных животных, относится к пятипалому типу. Она служит опорой, позволяет приподнять тело над поверхностью и обеспечивает перемещение в воздушной среде, которая гораздо менее плотная, чем вода, и практически не поддерживает тело, поэтому всем наземным животным постоянно приходится преодолевать силу тяжести, чего не нужно делать рыбам. Неправильно считать главным атрибутом пятипалой конечности наличие пяти пальцев, как это на первый взгляд следует из названия, поскольку у многих четвероногих число пальцев в разных вариантах меньше пяти или даже они вообще вторично отсутствуют. Поэтому уместно сначала рассмотреть общую организацию пятипалой конечности. Передняя и задняя свободные конечности (напомним, что у человека в связи с прямохождением различают верхнюю и нижнюю конечности) состоят из трех отделов:

проксимального (одна кость), промежуточного (две кости) и дистального (относительно большое число костей).

В типичном случае проксимальный отдел передней конечности образован плечевой костью, задней – бедренной костью; промежуточный отдел передней конечности – локтевой и лучевой костями, нижней – из большеберцовой и малоберцовой костей; дистальный отдел передней конечности включает в себя три части – запястье, пясть и фаланги пальцев, задней – предплюсна, плюсна и фаланги пальцев. У представителей разных классов наземных позвоночных встречаются особенности строения той или иной свободной конечности, но все они носят вторичный характер, о чем подробно будет сказано ниже.

У всех амфибий проксимальный отдел свободной передней конечности представлен плечевой костью, промежуточный – локтевой и лучевой костями у хвостатых и единой костью предплечья (она образуется в результате сращения локтевой и лучевой костей) у бесхвостых. Самый сложный отдел свободной передней конечности – дистальный, образованный запястью, пястью и фалангами пальцев. Запястье формируют два ряда мелких костей, часть из них срастается между собой. К дистальному ряду костей запястья примыкают пять костей пясти, дистальные концы которых сочленяются с фалангами пальцев.

Пояс задних конечностей (тазовый пояс), в отличие от плечевого пояса, сочленяется непосредственно с осевым скелетом, а именно – с его крестцовым отделом. Напомним, что у амфибий этот отдел состоит всего из одного позвонка, однако и это позволяет обеспечить надежное и жесткое соединение пояса с позвоночным столбом. Столь неравноценные механизмы прикрепления поясов передней и задней конечностей объясняются тем, что для перемещения амфибий гораздо более важна задняя конечность, которая обычно имеет более крупные размеры, особенно у бесхвостых.

У всех наземных позвоночных тазовый пояс состоит из трех парных элементов: подвздошных, седалищных и лобковых костей, при этом с крестцовым позвонком

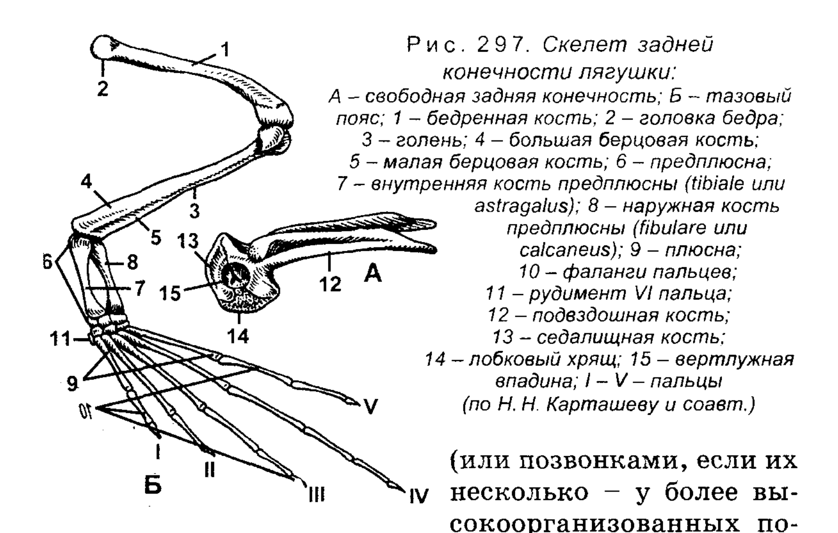
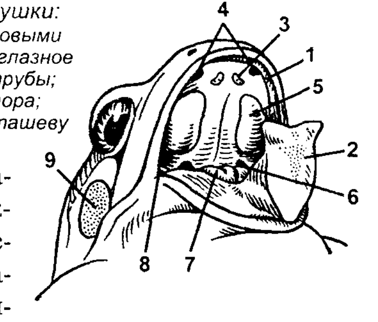


Рис. 297. *Скелет задней конечности лягушки:*
А – свободная задняя конечность; Б – тазовый пояс; 1 – бедренная кость; 2 – головка бедра; 3 – голень; 4 – большая берцовая кость; 5 – малая берцовая кость; 6 – предплюсна; 7 – внутренняя кость предплюсны (tibiale или astragalus); 8 – наружная кость предплюсны (fibulare или calcaneus); 9 – плюсна; 10 – фаланги пальцев; 11 – рудимент VI пальца; 12 – подвздошная кость; 13 – седалищная кость; 14 – лобковый хрящ; 15 – вертлужная впадина; I – V – пальцы (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

(или позвонками, если их несколько – у более высокоорганизованных позвоночных) сочленяются подвздошные кости. Все три кости тазового пояса вместе образуют вертлужную впадину, в которую входит головка бедренной кости, тем самым образуя тазобедренный сустав. У земноводных лобковый хрящ не окостеневает и составляет нижнюю часть тазового пояса, заднюю часть образуют седалищные кости, а переднюю – подвздошные кости (рис. 297). Особенностью тазового пояса бесхвостых амфибий является наличие большего количества хряща в составе его элементов и мало выраженных окостенений.

Свободная задняя конечность имеет типичное строение и включает бедро, голень и стопу. Стопа, в свою очередь, подразделяется на предплюсну, плюсну и фаланги пальцев. У хвостатых амфибий голень состоит из большой и малой берцовых костей, тогда как у бесхвостых эти кости срастаются в одну кость голени. У бесхвостых проксимальный ряд предплюсны образован двумя удлиненными костями, у хвостатых все кости предплюсны относительно мелкие. У лягушек сбоку от I (внутреннего) пальца находится рудиментарный VI, или «предпервый», палец, который имеет вторичное происхождение и, по мнению специалистов, представляет собой частную адаптацию к перемещению по субстрату с помощью прыжков.

Рис. 298. *Ротовая полость лягушки:*
1 – зубы; 2 – язык; 3 – сошник с сошниковыми зубами; 4 – хоаны; 5 – просвечивающее глазное яблоко; 6 – отверстие евстахиевой трубы; 7 – гортань; 8 – отверстие резонатора; 9 – барабанная перепонка (по Н.Н. Карташеву и соавт., с дополнениями)



Мышечная система сохраняет сегментированный характер только у безногих, у хвостатых метамерия сегментов нарушается, а у бесхвостых амфибий скелетная мускулатура во многом утрачивает сегментацию, что связано с развитием пятипалых конечностей. Напомним, что у рыб движения плавников обеспечиваются, главным образом, мышцами, расположенными не в самой конечности, а на туловище, тогда как *пятипалая конечность двигается за счет мышц, расположенных в ней самой.* Эмбриональное развитие конечности сопровождается смещением миотомов сомитов, из которых формируется скелетная мускулатура, в результате метамерная сегментация скелетных мышц нарушается. У бесхвостых амфибий мускулатура конечностей развита очень хорошо, особенно в задних конечностях, что связано со способом передвижения. Сегментированная мускулатура имеется только в области позвоночного столба.

Пищеварительная система начинается с обширной ротоглоточной полости, куда ведет щелевидное ротовое отверстие (рис. 298). В общую ротоглоточную полость также открываются отверстия внутренних ноздрей (хоан), слуховых (евстахиевых) труб, гортанная щель, а также протоки слюнных желез, которые отсутствуют у рыб (понятно, что в постоянно омываемой водой ротовой полости слюна не нужна). Отметим, что слюна земноводных не содержит пищеварительных ферментов, а потому не оказывает на пищу никакого химического воздействия – ее задача состоит в смачивании пищевого комка для облегчения его проглатывания.

На межчелюстных, верхнечелюстных костях, сошнике, а у некоторых еще и на нижней челюсти располагаются простые конические зубы, которые основанием

прикрепляются к кости, а вершиной обращены назад. Все зубы одинаковы, поэтому земноводные не способны размельчать или пережевывать пищу, их зубы только способствуют удержанию добычи. Некоторые амфибии, например жабы, вообще зубов не имеют.

Почти все амфибии имеют настоящий язык, который располагается на дне ротоглоточной полости. Форма этого органа у разных видов неодинакова, например, у многих бесхвостых он имеет вид мясистого выроста, у одних хвостатых язык неподвижен, а у других имеет форму гриба на длинной и тонкой ножке. У лягушки язык прикреплен ко дну полости только передним концом, а задняя часть свободно обращена назад (см. рис. 298). Язык покрыт клейким веществом, поэтому он весьма полезен при ловле добычи, особенно функционален подвижный язык, способный выдвигаться из ротоглоточной полости за счет сокращения собственной мускулатуры и схватывать мелких животных. Только немногие виды амфибий, постоянно обитающих в воде, лишены языка.

Проглатывание пищи сопровождается перемещением глазных яблок вниз, при этом они давят на пищевой комок и проталкивают его из ротоглоточной полости в короткий, растяжимый пищевод. Функция пищевода состоит только в проведении пищи в желудок, который имеет больший объем и более толстые стенки (рис. 299). В желудке пища на некоторое время задерживается, при этом она размельчается благодаря сокращениям мускулатуры желудка, пропитывается желудочным соком и подвергается воздействию ферментов. Из желудка пищевая кашица поступает в кишку, которая подразделяется на тонкую и толстую.

В начальный отдел тонкой кишки – двенадцатиперстную кишку – поступают секреты печени и поджелудочной железы, крупных пищеварительных желез – печени и поджелудочной железы. Поджелудочная железа располагается в брыжейке кишечника в виде рыхлого тяжа. Ее выводные протоки впадают в желчный проток печени. Секрет поджелудочной железы содержит ферменты, которые расщепляют высокомолекулярные соединения химуса до мономеров.

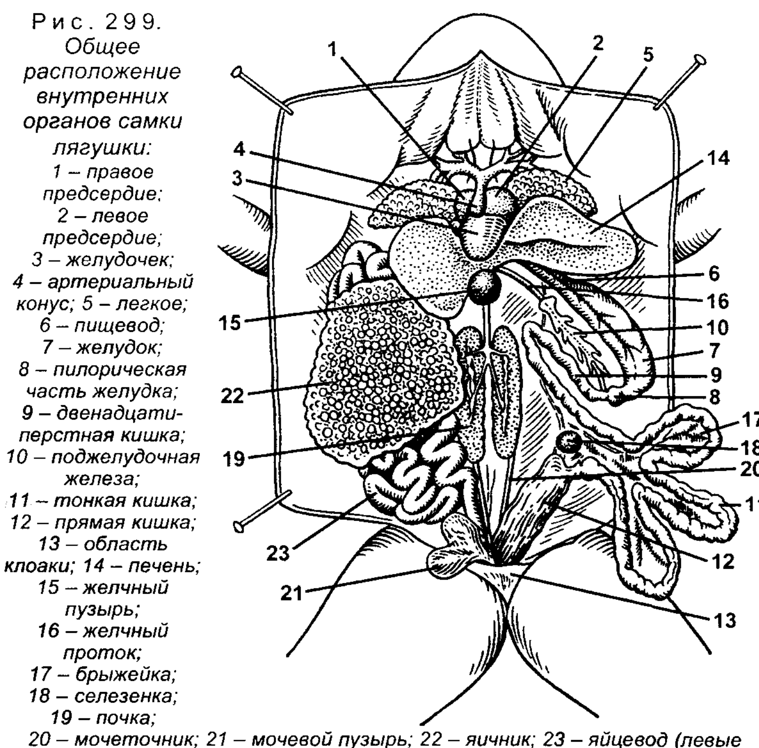


Рис. 299. *Общее расположение внутренних органов самки лягушки:* *1 – правое предсердие; 2 – левое предсердие; 3 – желудочек; 4 – артериальный конус; 5 – легкое; 6 – пищевод; 7 – желудок; 8 – пилорическая часть желудка; 9 – двенадцатиперстная кишка; 10 – поджелудочная железа; 11 – тонкая кишка; 12 – прямая кишка; 13 – область клоаки; 14 – печень; 15 – желчный пузырь; 16 – желчный проток; 17 – брыжейка; 18 – селезенка; 19 – почка; 20 – мочеточник; 21 – мочевой пузырь; 22 – яичник; 23 – яйцевод (левые яичник и яйцевод на рисунке не изображены) (по Н. Н. Карташеву и соавт.)*

Печень амфибий довольно крупная (например, у лягушек она состоит из трех долей), она имеет желчный пузырь, в котором желчь скапливается и хранится, если животное не питается. При успешном кормлении желчь из пузыря поступает в желчный проток, который соединяется с протоками поджелудочной железы и впадает в двенадцатиперстную кишку. Желчь эмульгирует пищевые жиры, после чего триглицериды расщепляются ферментом липазой, выделяемой поджелудочной железой, до глицерина и жирных кислот.

Следующий за двенадцатиперстной кишкой отдел тонкой кишки имеет несколько меньший диаметр, образует несколько петель и переходит в толстую кишку, которая заканчивается прямой кишкой. В толстой кишке всасывается большая часть воды, содержащаяся

в химусе, и происходит формирование каловых масс. Прямая кишка открывается в клоаку. Все отделы кишечника, а также печень и поджелудочная железа прикрепляются к спинной стороне стенки полости тела посредством брыжейки. В брыжейке тонкой кишки находится селезенка, которая является кроветворным органом. Таким образом, пищеварительная система амфибий отличается от аналогичной системы рыб большей длиной пищеварительного тракта, кроме того, конечный отдел толстой кишки открывается в клоаку.

Большинство земноводных питаются мелкими беспозвоночными, однако наиболее крупные лягушки могут успешно нападать на мелких грызунов, птиц, змей и поедать других амфибий, в том числе и менее крупных особей своего вида.

Дыхательная система амфибий принципиально отличается от дыхательной системы рыб и, что самое главное, обеспечивает газообмен в воздушной среде. Жаберное дыхание у большинства видов имеется только у личинок, постоянно обитающих в воде, но невозможно у взрослых форм, поскольку низкая влажность воздуха исключает газообмен через наружные тонкостенные жабры – они бы просто засохли.

Организация дыхательной системы амфибий является наиболее простой среди наземных позвоночных (рис. 300). Анатомически она включает в себя ротоглоточную полость (верхние воздухоносные пути) и гортанно-трахеальную полость (нижние пути), которая непосредственно переходит в мешковидные легкие. Гортань сообщается с глоткой через гортанную щель, которую с боков ограничивают складки слизистой оболочки – голосовые связки, натянутые между парными черпаловидными хрящами

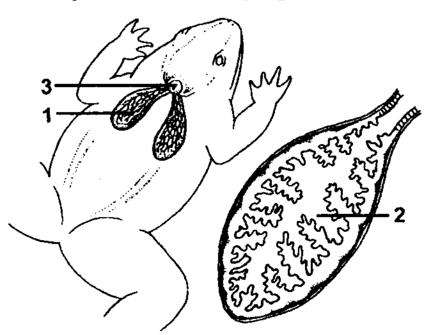


Рис. 300. *Легкие амфибий:*
1 – легкие; 2 – их внутренняя структура;
3 – гортань (по С. И. Левушкину и соавт.)

(эти хрящи окружают гортанную щель). Голосовые связки участвуют в голосообразовании, когда вибрируют под действием воздуха, выходящего из легких. Очень просто устроенные легкие имеют вид тонкостенных мешков с ячеистой внутренней поверхностью (за счет небольших выростов стенок органа). Стенки легких оплетены кровеносными сосудами, которые приносят венозную кровь, а уносят артериальную, насыщенную кислородом.

Органом воздушного дыхания у всех наземных позвоночных является легкое, поверхность газообмена которого располагается не снаружи (как в жабрах), а внутри тела, поэтому функциональная поверхность не высыхает. Легкое в процессе эмбрионального развития образуется как слепой вырост переднего (глоточного) отдела пищеварительной трубки, поэтому и во взрослом состоянии остается связанным с глоткой. Воздух в легкое доставляется по системе воздухоносных трубочек – воздухоносных (дыхательных) путей, которые связывают легкое, расположенное внутри тела животного, с окружающим атмосферным воздухом. Эти же трубочки служат для удаления из легкого использованного воздуха. Воздухоносные пути, которые сообщают глотку с окружающей средой, называются верхними путями – это носовая полость и часть глотки (носоглотка и ротоглотка); пути, по которым воздух движется от глотки к месту непосредственного газообмена, называются нижними путями – это гортань, трахея и система ветвящихся бронхов (бронхиальное дерево).

Таким образом, дыхательная система у наземных позвоночных анатомически и функционально подразделяется на два отдела – систему воздухоносных путей и респираторный отдел. Воздухоносные пути осуществляют двусторонний транспорт воздуха, но не участвуют в самом газообмене, респираторный отдел осуществляет газообмен между внутренней средой организма (кровью) и атмосферным воздухом.

Однако воздух и кровь представляют собой разные агрегатные состояния вещества – газ и жидкость, следовательно, непосредственный обмен веществами между ними затруднен. Поэтому кислород воздуха вначале

растворяется в жидкости, которая тонкой пленкой выстилает снаружи функциональную поверхность респираторного отдела (дыхательный, или респираторный, эпителий), а после этого свободно диффундирует в кровь. То же самое происходит и с углекислым газом, но в обратном направлении – он из крови диффундирует в поверхностную жидкость, после чего переходит в воздух. Таким образом, газообмен идет пассивно в соответствии с градиентом концентрации, т.е. из области с высокой концентрацией в область с низкой концентрацией.

Для увеличения влажности воздуха в стенках воздухоносных путей имеются многочисленные слизистые железы, секрет которых не только увлажняет воздух, но и задерживает механические частицы, которые содержатся в воздухе.

Легочный тип дыхания требует совершенно иного способа вентиляции, нежели у жаберных организмов. Система жаберных крышек становится ненужной, поэтому жаберный аппарат у всех наземных животных видоизменяется, его скелетные структуры частично входят в состав скелета (хрящей) гортани. Вентиляция легких у них осуществляется за счет принудительных движений специальной соматической мускулатуры в процессе дыхательного акта, что обеспечивает периодическое поступление и удаление воздуха из легких.

Как мы видим, воздухоносные пути, на первый взгляд, организованы примитивнее, нежели пищеварительная трубка, поскольку воздух по ним идет не в одном, а в двух направлениях, что напоминает организацию пищеварительной системы плоских червей. Напомним, что у рыб вода обтекает жабры в одном направлении, т.е. поверхность газообмена жабры всегда омывается свежей водой. Однако для дыхательной системы четвероногих это обстоятельство несомненно полезно, поскольку двустороннее движение воздуха по трубкам способствует его увлажнению – если бы воздух двигался в одном направлении, он быстро бы иссушил дыхательный эпителий. Поэтому при дыхательном акте происходит не полная замена воздуха, находящегося в воздухоносных путях, а лишь его частичное

разбавление свежим атмосферным воздухом. Значительно более высокое содержание кислорода в атмосферном воздухе, по сравнению с водой, делает вполне достаточным то его количество, которое содержится в легочном воздухе, поэтому газообмен у наземных позвоночных идет весьма эффективно.

Дыхательные движения обеспечивают вентиляцию легких, при этом согласованно участвуют мышцы ноздрей, ротоглоточной полости и гортани. За счет сокращения подбородочно-подъязычных мышц, опускающих дно ротовой полости, атмосферный воздух засасывается и через отверстия ноздрей попадает в ротоглоточную полость (напомним, что внутренние отверстия ноздрей называются хоанами). Затем отверстия ноздрей сжимаются специальными мышцами, но открывается гортанная щель, которая до этого была закрыта. Поскольку при этом дно ротовой полости продолжает опускаться, из легких в ротоглоточную полость выходит часть легочного воздуха, которая смешивается с поступившим атмосферным воздухом. После этого дно ротовой полости начинает подниматься и возросшее давление проталкивает воздух (уже смешанный) через отверстие гортани в легкие. Когда легкие оказываются заполненными, открываются отверстия ноздрей и выпускают наружу излишний воздух. Для более эффективной работы мышц дна ротовой полости большое значение имеет расстояние между ветвями нижней челюсти, поэтому череп амфибий имеет характерную широкую и плоскую форму.

Общая функциональная поверхность респираторного отдела земноводных невелика – лишь у немногих видов внутренняя поверхность легких незначительно превышает площадь поверхности тела, тогда как у большинства поверхность газообмена еще меньше и соотносится с поверхностью тела примерно 2 : 3. Поэтому для амфибий огромное значение имеет дополнительный газообмен, прежде всего – кожный. Тонкая и влажная кожа амфибий легко пропускает газы в обоих направлениях, например, у зеленой лягушки через кожу проникает около 51% кислорода и удаляется около 86% углекислого газа, тогда как через легкие – только 14%.

Частично газообмен осуществляется через слизистую оболочку ротовой полости в процессе дыхательного акта, этому способствуют частые колебания дна ротовой полости. Соотношение легочного и других типов газообмена у разных видов неодинаково, например, у жаб, имеющих относительно сухие покровы, большее значение имеет легочный газообмен, тогда как у многих амфибий, постоянно живущих в воде, кожный газообмен является основным, а иногда даже единственным. Соотношение легочного и кожного дыхания для лягушки неодинаково в течение года, при этом если интенсивность кожного дыхания остается относительно постоянной, то легочное дыхание более интенсивно весной (март – апрель) и снижается в другие месяцы, его минимум приходится на зимние месяцы. Для интенсификации кожного дыхания в период размножения, которое у амфибий проходит в воде, у некоторых видов увеличивается поверхность кожных выростов, в которых разрастаются кровеносные сосуды. Некоторые морфологические структуры, осуществляющие газообмен, у разных видов амфибий показаны в табл. 7.

Соотношение легочного и кожного газообмена также зависит от температуры окружающей среды – при повышении температуры значительно в большей степени возрастает интенсивность легочного дыхания (табл. 8).

Газообмен у личинок амфибий осуществляется с помощью ветвистых наружных жабр, которые у большинства видов исчезают в ходе метаморфоза, однако у сирен и протеев жабры сохраняются и у взрослых особей.

Кровеносная система амфибий организована значительно сложнее, чем у рыб, что связано с наземным образом жизни первых. У амфибий имеется второй (легочный) круг кровообращения, что связано с редукцией жаберного аппарата и переходом к легочному газообмену. Наличие двух кругов кровообращения невозможно с двухкамерным (как у рыб) сердцем, поэтому у всех наземных позвоночных в сердце имеются два предсердия – в одно поступает венозная кровь по венам большого (системного) круга, а в другое – артериальная кровь по венам малого круга. Количество желудочков у разных классов

Таблица 7

Значение разных путей газообмена у амфибий
(по Бродову)

Вид земноводных	Толщина эпидермиса (в мкм)	Длина капилляров дыхательной поверхности			
		на 1 г массы тела (в м)	в%		
			кожа	легкие	слизистая оболочка ротовой полости
Гребенчатый тритон	25,0	15,6	73,7	23,3	3,0
Жерлянка	22,8	14,6	53,7	42,5	1,1
Травяная лягушка	42,5	18,4	36,6	62,5	0,9
Прудовая лягушка	39,1	17,9	34,3	64,8	0,9
Серая жаба	51,9	19,7	27,6	71,5	0,9
Обыкновенная квакша	32,6	46,0	24,2	74,7	1,1

Таблица 8

Зависимость потребления O_2 и выделения CO_2 от температуры среды
(по Проссеру и соавт.)

Температура среды (в °С)	Потребление O_2 (в мкл/г·ч)		Выход CO_2 (мкл/г·ч)	
	кожа	легкие	кожа	Легкие
+5	15	10	15	5
+15	22	28	30	10
+25	40	80	50	35

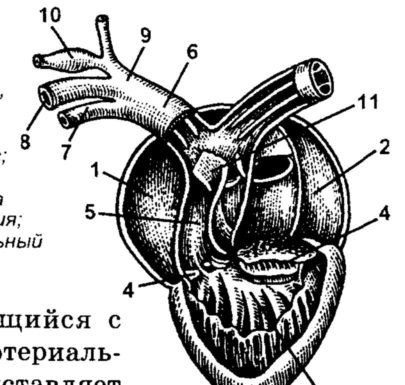
неодинаково – один (у амфибий и большинства пресмыкающихся) или два (у крокодилов, всех птиц и млекопитающих).

Малый круг начинается сосудами, отходящими от желудочка, и заканчивается сосудами, впадающими в правое предсердие. Большой круг начинается сосудами, отходящими от желудочка, и заканчивается сосудами, впадающими в левое предсердие. Напомним, что у всех животных от желудочка отходят артерии (в малом круге они несут венозную кровь, а в большом – артериальную), а в предсердие впадают вены (в малом круге – приносящие артериальную кровь, а в большом – венозную). Следовательно, каждый круг кровообращения начинается в желудочке, а заканчивается в предсердии.

От желудочка отходят артериальные жаберные дуги, число которых соответствует числу жаберных дуг висцерального черепа. Эмбрионально закладываются шесть пар артериальных дуг, однако первые две пары жаберных дуг входят в состав черепа (напомним, что первая полностью редуцируется, а вторая преобразуется в челюсти), поэтому аналогичные пары артерий исчезают, и даже у рыб сохраняется всего четыре пары жаберных артерий. Редукция жаберного аппарата у наземных позвоночных повлекло за собой уменьшение числа жаберных дуг, при этом третья пара преобразуется в сонные артерии, четвертая пара – в системные дуги аорты (самые крупные сосуды большого, или системного, круга), пятая пара редуцируется, поскольку функционально аналогична дугам аорты (эта пара сохраняется у хвостатых амфибий), шестая пара становится легочными артериями. У высших позвоночных развитие и последующая организация жаберных артериальных дуг имеет свои особенности, которые мы рассмотрим позже.

С е р д ц е амфибий расположено вблизи легких, оно трехкамерное и состоит из двух предсердий, разделенных перегородкой (у безногих и хвостатых перегородка неполная, а у хвостатых – полная), и одного желудочка (рис. 301). К сердцу также относятся венозный

Рис. 301. *Схема вскрытого сердца лягушки:*
1 – правое предсердие; 2 – левое предсердие; 3 – желудочек; 4 – клапаны, закрывающие общее отверстие; ведущее из обоих предсердий в желудочек; 5 – артериальный конус; 6 – общий артериальный ствол; 7 – кожно-легочная артерия; 8 – дуга аорты; 9 – общая сонная артерия; 10 – сонная «железа»; 11 – спиральный клапан артериального конуса



синус (пазуха), сообщающийся с правым предсердием, и артериальный конус, который представляет собой продолжение желудочка и является соединительной структурой между желудочком и сосудистой системой. Между предсердиями и желудочком располагается общее отверстие, снабженное клапанами, которые препятствуют обратному затеканию крови в предсердия при сокращении (систоле) желудочка. Сердце лежит в полости перикарда.

Артериальный конус разделяется на два артериальных ствола, каждый из которых, в свою очередь, разделен продольными перегородками на три сосуда: общую сонную артерию, кожно-легочную артерию и системную дугу (см. рис. 301). В желудочек кровь поступает из обоих предсердий через общее отверстие, напомним, что правое предсердие содержит венозную кровь, а левое – артериальную. Поскольку единственный желудочек неразделен, то в его полости происходит смешивание венозной и артериальной крови, однако если весь организм будет снабжаться смешанной кровью, то возможности кровеносной системы окажутся в значительной мере не реализованы. Эту проблему в значительной степени решает *спиральный клапан*, который располагается вдоль всей полости артериального конуса и делит ее на две половины, при этом поворачиваясь в виде спирали на 360° (это и дало название клапану).

Сердечный цикл. Кровь из предсердий поступает в желудочек и частично смешивается в его полости, однако по естественным причинам в правой части желудочка

будет сосредоточена преимущественно венозная кровь (поступившая из правого предсердия), в левой – преимущественно артериальная (поступившая из левого предсердия), а в центре – смешанная. В начале систолы желудочка более венозная кровь из его правой части попадает в брюшную часть артериального конуса (поскольку он отходит от правой части желудочка) и с помощью спирального клапана направляется по нему в отверстия кожно-легочных артерий. Отверстия других сосудов в это время закрыты спиральным клапаном. Дальнейшее сокращение миокарда желудочка способствует росту давления в его полости, под этим давлением спиральный клапан смещается и открывает отверстия системных дуг, куда из центральной части желудочка устремляется смешанная кровь. В легочные артерии эта кровь не поступает, поскольку они уже заполнены кровью. Когда систола желудочка подходит к концу, еще более возросшее давление сдвигает спиральный клапан дальше, освобождая отверстия сонных артерий, и в них попадает наиболее артериальная кровь из левой части желудочка, тогда как все другие сосуды уже заполнены кровью и больше ее не принимают. Более раннему попаданию преимущественно венозной крови в сонные артерии дополнительно мешают клубочки – сонные «железы», которые сужают просвет сосуда. Таким образом, фигурально выражаясь, спиральный клапан позволяет «из одной емкости разлить по стаканам три разные по составу жидкости». Обратному затеканию крови из сосудов в сердце препятствуют полулунные клапаны, которыми снабжено входное отверстие артериального конуса.

Артериальная система большого круга кровообращения. Выйдя из сердца, артерии в дальнейшем ветвятся следующим образом. Кожно-легочные артерии (напомним, что они содержат преимущественно венозную кровь) вскоре разделяются на легочную артерию, несущую кровь в легкие, и кожную артерию, которая ветвится в коже спинной поверхности тела. Системные дуги аорты, содержащие смешанную кровь, направляются вверх и в стороны, отдавая

затылочно-позвоночную и подключичную ветви, кровоснабжающие передние конечности, затем дуги, описав полукруг, направляются вниз и объединяются в общий сосуд – спинную аорту, которая располагается под позвоночным столбом и направляется назад, отдавая ветви к внутренним органам. Примерно на уровне задних концов почек спинная аорта разделяется на две общие подвздошные артерии, кровоснабжающие заднюю часть туловища и задние конечности. Общие сонные артерии вскоре разделяются на наружную и внутреннюю сонные артерии, в области их разделения на стенке сосуда имеется сонная, или каротидная, железа, богатая хеморецепторами, реагирующими на изменение газового состава крови. Сонные артерии, несущие наиболее чистую артериальную кровь, кровоснабжают голову.

Таким образом, по артериям амфибий течет смешанная в разных пропорциях артериальная и венозная кровь. Наличие спирального клапана позволяет в какой-то степени разделить кровь, а артерии распределяют ее по органам, при этом наиболее чистая артериальная кровь попадает в головной мозг и органы чувств, смешанная кровь направляется ко всем остальным частям тела, а наиболее венозная кровь направляется в сосуды малого круга кровообращения. Однако полного разделения крови в артериях на артериальную и венозную не происходит, поэтому *все органы получают смешанную кровь*.

В тканях артерии распадаются на капилляры, образующие микроциркуляторное русло, которое, собственно, и является функциональным отделом сосудистой системы, поскольку там происходит тканевой газообмен. От тканей кровь оттекает по венам, которые в совокупности образуют венозную систему (рис. 302).

Венозная система низших амфибий сохраняет примитивные черты, у них хвостовая вена разделяется на парные кардинальные вены и непарную заднюю полую вену. Задние кардинальные вены на уровне сердца сливаются с яремными, подключичными и кожными (эти вены несут от кожи богатую кислородом артериальную кровь), образуя кювьеровы протоки, которые впадают в венозный синус. От кишечника венозная

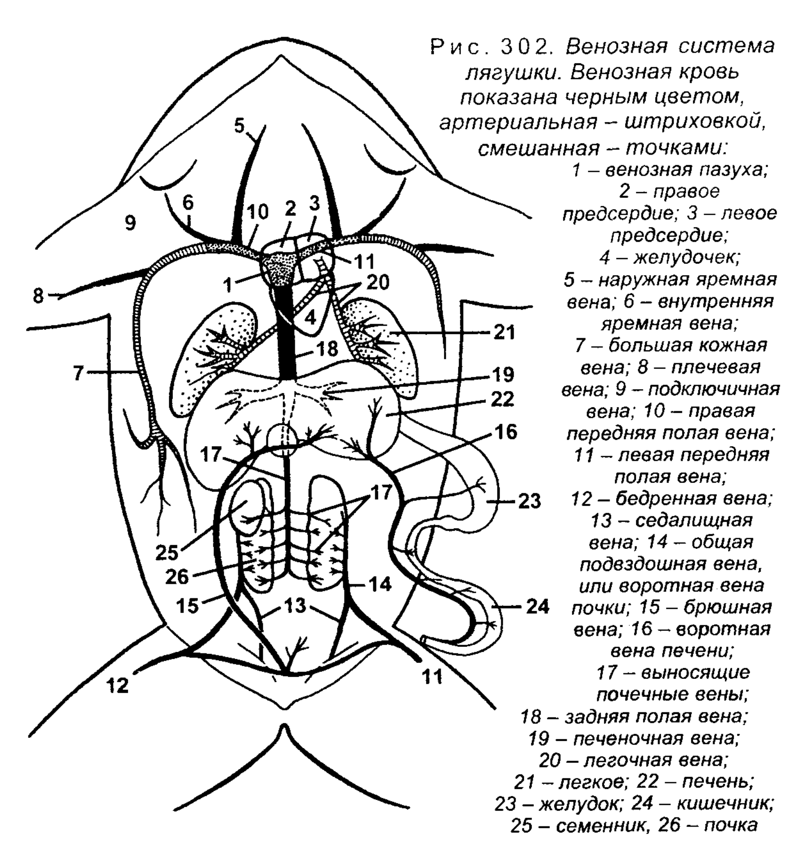


Рис. 302. *Венозная система лягушки. Венозная кровь показана черным цветом, артериальная – штриховкой, смешанная – точками:*
1 – венозная пазуха; 2 – правое предсердие; 3 – левое предсердие; 4 – желудочек; 5 – наружная яремная вена; 6 – внутренняя яремная вена; 7 – большая кожная вена; 8 – плечевая вена; 9 – подключичная вена; 10 – правая передняя полая вена; 11 – левая передняя полая вена; 12 – бедренная вена; 13 – седалищная вена; 14 – общая подвздошная вена, или воротная вена почки; 15 – брюшная вена; 16 – воротная вена печени; 17 – выносящие почечные вены; 18 – задняя полая вена; 19 – печеночная вена; 20 – легочная вена; 21 – легкое; 22 – печень; 23 – желудок; 24 – кишечник; 25 – семенник, 26 – почка

кровь собирается в подкишечную и брюшную вены, которые сливаются и образуют воротную вену, формирующую воротную систему печени. Из печени выходит печеночная вена, которая сливается с полой веной и также впадает в венозный синус. Таким образом, в венозный синус поступает уже смешанная кровь, поскольку кожные вены содержат артериальную кровь.

У бесхвостых амфибий кардинальные вены отсутствуют. Венозная кровь от головы собирается в наружные и внутренние яремные вены, от передних конечностей – в плечевые вены, которые сливаются с мощными кожными венами, несущие артериальную кровь, окисленную в коже, образуя также парные подключичные вены. Вскоре после этого подключичные вены сливаются

с обеими яремными венами (наружными и внутренними), образуя, соответственно, правую и левую передние полые вены, которые, в отличие от непарной задней полой вены, являются парными и несут смешанную кровь, поступившую из кожных вен. Передние полые вены впадают в венозный синус (пазуху).

Венозная кровь из задних конечностей и области таза собирается в парные бедренные и седалищные вены, которые на каждой стороне тела сливаются в общие подвздошные вены, или воротные вены почек, которые направляются в почки и образуют там воротную систему (распадаются на сеть капилляров). Из почек выходят несколько выносящих почечных вен, вскоре сливающихся в непарную заднюю полую вену, она принимает в себя вены от половых желез, проходит через печень, но не впадает в нее.

Воротную систему печени образуют воротная вена печени (в нее вливается кровь от органов пищеварительной системы) и брюшная вена, которая отходит от бедренных вен, по пути принимая вены мочевого пузыря. Очищенная в воротной системе печени венозная кровь собирается в две короткие печеночные вены, которые впадают в заднюю полую вену после выхода ее из печени (напомним, что полая вена не участвует в образовании воротной системы печени, несмотря на то, что проходит через печень). Задняя полая вена в конечном итоге впадает в венозный синус.

Таким образом, движение крови по большому кругу можно представить в виде следующей схемы: желудочек → системные дуги и сонные артерии → микроциркуляторное русло → → задняя и передние полые вены → венозный синус → правое предсердие.

Малый круг кровообращения. Кровь из легочных артерий попадает в легкие, окисляется там и становится артериальной, после чего собирается в легочные вены и по ним впадает непосредственно в левое предсердие. Следовательно, путь крови по малому

кругу можно представить в виде такой схемы: желудочек → кожно-легочные артерии → легочные артерии → капилляры легких → легочные вены → левое предсердие.

Относительно простая организация кровеносной системы, при которой по сосудам транспортируется смешанная кровь, вместе со слабо развитой дыхательной системой препятствует земноводным осуществлять метаболизм с высокой интенсивностью. Кроме того, у них низкий показатель сердечного индекса (относительной массы сердца в сравнении с общей массой тела), в частности, у малоподвижной зеленой лягушки он составляет 0,35 – 0,55, а у почти полностью наземной зеленой жабы – 0,99. У амфибий сердце сокращается редко, например, у травяной лягушки всего 40 – 50 сокращений в минуту, что примерно в десять раз меньше, чем у птицы такой же массы, поэтому у них медленная скорость кровообращения и низкое давление крови (у хвостатых примерно 22/12, а у бесхвостых – примерно 30/20, что гораздо ниже, чем у рептилий – 80/60). Поскольку уровень обмена веществ у амфибий низкий, они менее подвижны по сравнению с другими позвоночными.

Лимфатическая система развита относительно хорошо. Движение лимфы по сосудам осуществляется за счет движений мышц и внутренних органов, кроме того, имеются небольшие мышечные образования, состоящие из двух камер, – *лимфатические сердца*, которые расположены в местах впадения лимфатических сосудов в кровяное русло (рис. 303). Периодически сокращаясь, лимфатические сердца перекачивают лимфу в кровеносные сосуды. Такие структуры особенно многочисленны у безногих амфибий (около ста), располагаясь парными рядами. У хвостатых и бесхвостых лимфатических сердец меньше, среди них особенно хорошо развита пара сердец, расположенных в области таза. В отличие от высших позвоночных, лимфатические сосуды земноводных впадают в вены в разных местах тела амфибий, но чаще всего – в кардинальные или полые вены. Большое количество лимфы у земноводных находится в подкожных лимфатических мешках.

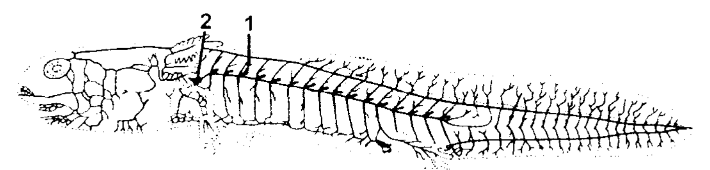


Рис. 303. *Поверхностные лимфатические сосуды хвостатого земноводного (вид сбоку).*
Имеются дорсальный, латеральный и вентральный продольные сосуды. Вдоль латерального сосуда располагается серия лимфатических сердец (1). Из этого сосуда лимфа поступает в вены через подмышечный мешок (2). Лимфа из вентрального сосуда поступает через паховый мешок (по А. Ромеру и соавт.)

Выделительная система взрослых амфибий представлена парой туловищных почек – мезонефросов, которые располагаются по бокам крестцового отдела позвоночного столба, но, в отличие от рыб, они не имеют лентовидной формы, а овальные и весьма компактны. Мочеточником является вольфов проток (у самцов он одновременно выполняет функцию семяпровода), который впадает в клоаку. У высших наземных форм в клоаку открывается обширный мочевой пузырь, куда из клоаки поступает моча и временно накапливается. Когда пузырь переполняется, он опорожняет свое содержимое все в ту же клоаку, и оттуда моча выводится наружу.

Почки амфибий удаляют из крови продукты обмена и поддерживают водно-солевой баланс (равновесие). Количество нефронов в почке зависит от того, насколько тесно связано животное с водой. У преимущественно водных хвостатых амфибий в обеих почках находится около 400 – 500 нефронов, а у бесхвостых – около 2000. Это объясняют тем, что водные амфибии часть продуктов обмена выделяют через жабры и покровы тела в окружающую воду. Окончательным продуктом азотистого обмена у амфибий является мочевина.

Через почки удаляется излишняя вода, которая поступает в тело животного через кожу, при этом из мочи обратно всасываются (реабсорбируются) соли, поэтому большая часть ионов – до 99% – возвращается в кровь.

У водных личинок амфибий основным продуктом азотистого обмена является не мочевина, а аммиак, который в виде раствора выводится через жабры и кожу.

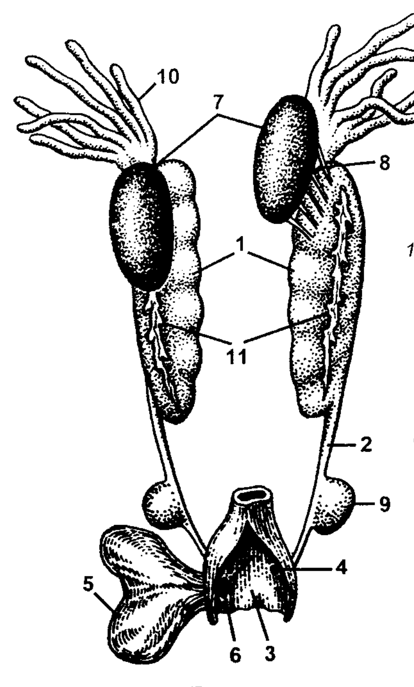


Рис. 304. *Мочеполовой аппарат самца лягушки:*
1 – почка; 2 – мочеточник (он же семяпровод); 3 – полость клоаки; 4 – мочеполовое отверстие; 5 – мочевой пузырь; 6 – отверстие мочевого пузыря; 7 – семенник; 8 – семявыносящие канальцы; 9 – семенной пузырек; 10 – жировое тело; 11 – надпочечник (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

Половая система. Мужская половая система представлена двумя округлыми семенниками, расположенными вблизи почек (рис. 304) и подвешенными на брыжейке. Для земноводных характерно наличие жировых тел различной формы, расположенных над семенниками. Эти тела служат источником питательных веществ для сперматогенеза, и поэтому осенью жировые тела имеют значительно более крупные размеры, чем весной, когда образуется много гамет.

Посредством множества тонких семявыносящих канальцев, которые отходят от семенника, половые продукты проходят через переднюю часть почки и попадают в вольфов проток, который у амфибий (так же как и у хрящевых рыб) совмещает функции мочеточника и семяпровода. Как уже было сказано выше, вольфовы протоки впадают в клоаку, но незадолго до этого каждый из них образует небольшое расширение – семенной пузырек, в котором сперма временно накапливается. Подобно семенникам и жировым телам, семенные пузырьки уменьшаются вне периода размножения. Собственных половых протоков в мужской половой системе амфибий нет, у большинства видов также отсутствуют копулятивные органы.

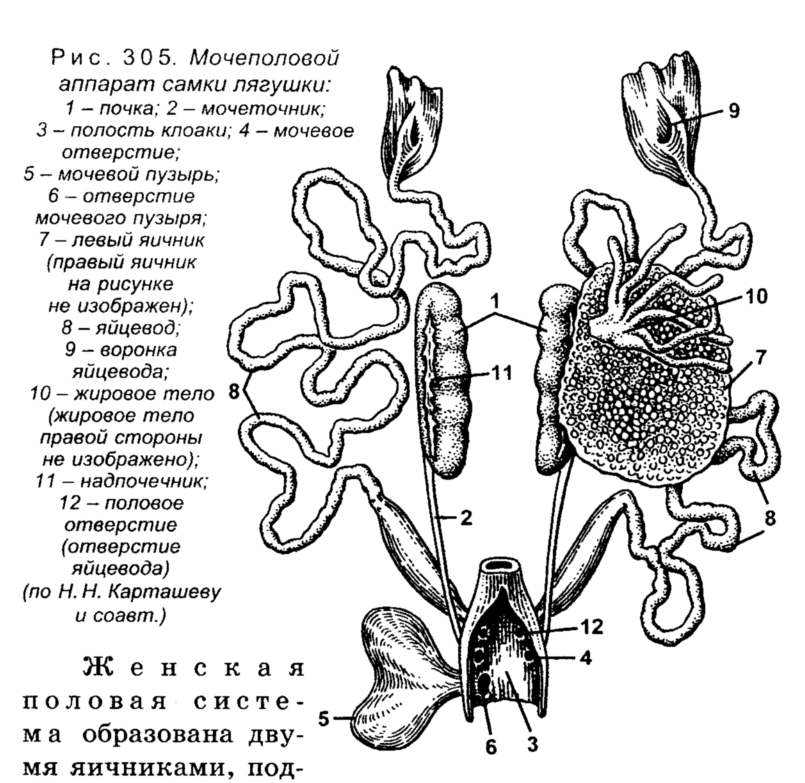


Рис. 305. *Мочеполовой аппарат самки лягушки:* *1 – почка; 2 – мочеточник; 3 – полость клоаки; 4 – мочевое отверстие; 5 – мочевой пузырь; 6 – отверстие мочевого пузыря; 7 – левый яичник (правый яичник на рисунке не изображен); 8 – яйцевод; 9 – воронка яйцевода; 10 – жировое тело (жировое тело правой стороны не изображено); 11 – надпочечник; 12 – половое отверстие (отверстие яйцевода) (по Н. Н. Карташеву и соавт.)*

Женская половая система образована двумя яичниками, подвешенными на брыжейке, над которыми лежат жировые тела (рис. 305). Размер яичников существенно меняется в зависимости от сезона, значительно увеличиваясь к периоду размножения. Весной яичники особенно велики, через тонкую стенку просвечивают крупные яйца, богатые желтком.

Созревшие яйца выходят из яичника через разрыв фолликулярной оболочки и оказываются в полости тела, откуда затем поступают в воронку яйцевода. У самок амфибий яйцеводом служит парный мюллеров проток, который одним концом (воронкой) открывается в полость тела, а другим – в клоаку. В период размножения яйцеводы сильно удлиняются, стенки их утолщаются.

Для многих амфибий характерно брачное поведение, часто сопровождающееся голосовыми сигналами (самцы некоторых лягушек могут при этом издавать

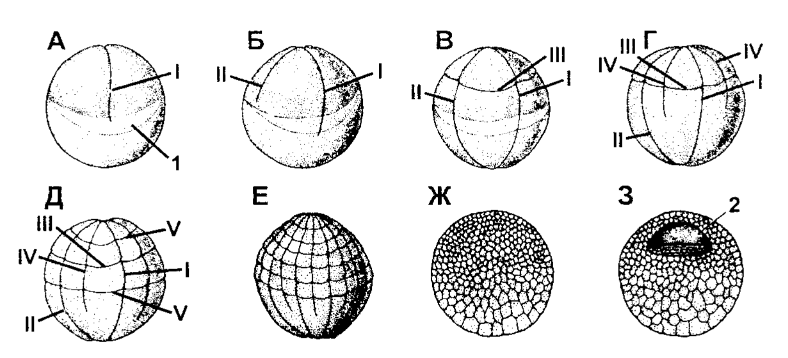


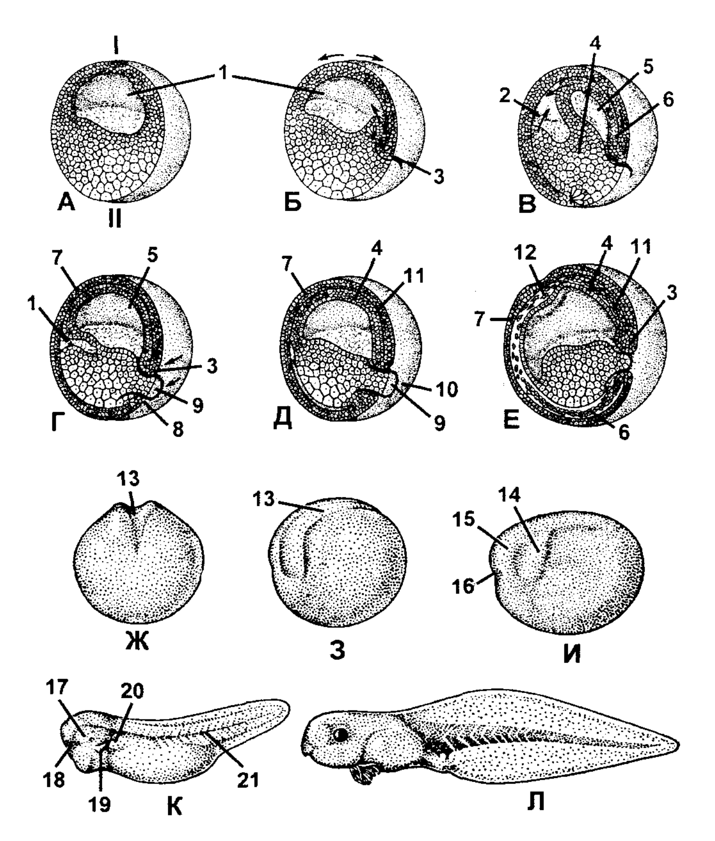
Рис. 306. *Дробление яйца лягушки:*
Борозды дробления обозначены римскими цифрами в порядке их появления. А, Б – желток, сконцентрированный в вегетативном полушарии, затрудняет дробление, поэтому второе деление дробления начинается в анимальной области яйца раньше, чем первая борозда разделит цитоплазму вегетативной области; В – борозды третьего деления смещены в направлении анимального полюса; Г – Ж – после ряда последовательных делений в анимальном полушарии образуется большое число мелких бластомеров, а в вегетативном полушарии – меньшее число более крупных бластомеров; З – поперечный разрез бластулы; 1 – серый серп; 2 – бластоцель (по Карлсону)

чрезвычайно громкие звуки). Это необходимо для стимуляции одновременного выхода половых продуктов у половых партнеров. Оплодотворение может быть внутренним или наружным.

Развитие подавляющего большинства амфибий проходит в воде, некоторые виды приспособились вынашивать оплодотворенные яйца в своем теле. Яйца содержат относительно немного желтка (мезолецитальные яйца), поэтому происходит радиальное дробление, т.е. борозды дробления в процессе деления бластомеров проходят через все яйцо (рис. 306, 307).

Для амфибий характерно развитие с метаморфозом, при этом из яйца выходит личинка, которая по своей организации значительно ближе к рыбам, чем к взрослым амфибиям. Она имеет характерную рыбообразную

Рис. 307. *Движения клеток в период гаструляции и дальнейшего эмбрионального развития лягушки:*
Разрезы проведены через центр зародыша и повернуты так, что его спинная сторона обращена к читателю. Главные направления движения клеток показаны стрелками. А – бластула; Б – начало гаструляции. Клетки, двигаясь внутрь зародыша, образуют спинную губу бластопора; В – образование гастроцеля. Инволюция клеток через спинную губу бластопора и их



дальнейшее движение под крышей бластоцеля приводит к образованию архентерона и смещает бластоцель; Г, Д – клетки – предшественники мезодермы инволюируют через брюшную и боковые губы бластопора. Клетки – предшественники эктодермы мигрируют по поверхности вегетативного полушария. Желточная пробка представляет собой единственный участок энтодермы, видимый с поверхности; Е – гаструляция продолжается до тех пор, пока весь зародыш не будет окружен эктодермой и энтодерма не окажется полностью внутри, а мезодермальные клетки не попадут между ними; Ж – З – стадия нейрулы, вид сзади (Ж) и сбоку (З); И – зародыш на стадии образования основных систем органов; К – более поздняя стадия развития; Л – вышедшая из зародышевых оболочек подвижная личинка – головастик, у основания хвоста видны зачатки задних конечностей; I – анимальное полушарие; II – вегетативное полушарие; 1 – бластоцель; 2 – смещенный бластоцель; 3 – спинная губа бластопора; 4 – энтодерма; 5 – архентерон; 6 – мезодерма; 7 – эктодерма; 8 – брюшная губа бластопора; 9 – желточная пробка; 10 – боковая губа бластопора; 11 – хорда; 12 – мезенхима; 13 – нервная пластинка, образуется из эктодермы и свертывается в нервную трубку – зачаток головного и спинного мозга; области будущих жабр (14), глаза (15) и рта (16); различимы зачатки глаза (17), носа (18), жабр (19), почки (20), мышц спины (21) (по Ругу и Келлеру, с дополнениями)

форму, поэтому перемещается с помощью продольных изгибов тела. Органами дыхания сначала служат наружные жабры, представляющие собой выросты кожи, позже прорываются жаберные щели, открывая внутренние жабры, а наружные жабры после этого редуцируются. Конечности на ранних этапах отсутствуют. У хвостатых амфибий весь личиночный период функционируют наружные жабры, а внутренние не развиваются.

В ходе развития личинки у нее перестраиваются внутренние системы: дыхательная, кровеносная, выделительная и пищеварительная. Постепенно развиваются конечности. Метаморфоз завершается формированием миниатюрной копии взрослой особи, у бесхвостых при этом редуцируется хвост.

Для амбистом характерна неотения, т.е. у них размножаются личинки, которые длительное время принимали за самостоятельный вид, поэтому у них есть свое название – аксолотль. Такая личинка имеет более крупные, чем взрослая особь, размеры. Другой интересной группой амфибий являются протеи, постоянно живущие в воде, которые в течение всей жизни сохраняют наружные жабры, т.е. сохраняют признаки личинки.

Нервная система. Центральная нервная система. Головной мозг ихтиопсидного типа, т.е. главным интегрирующим центром является средний мозг, однако по сравнению с рыбами головной мозг амфибий имеет ряд прогрессивных особенностей (рис. 308). Передний мозг значительно крупнее и более четко дифференцирован. Относительно крупный конечный мозг разделен полной перегородкой, при этом образуются отдельные латеральные желудочки, каждый из которых через монроево отверстие сообщается сзади с полостью третьего желудочка. Крыша и боковые стенки переднего мозга целиком состоят из нервной ткани, однако на поверхности находятся лишь отростки нейронов, а тела клеток лежат ниже. Таким образом, у земноводных формируется первичный свод мозга – *архипаллиум* (напомним, что среди рыб свод мозга имеют лишь двоякодышащие). Обонятельные доли, расположенные впереди, слабо отделены от полушарий.

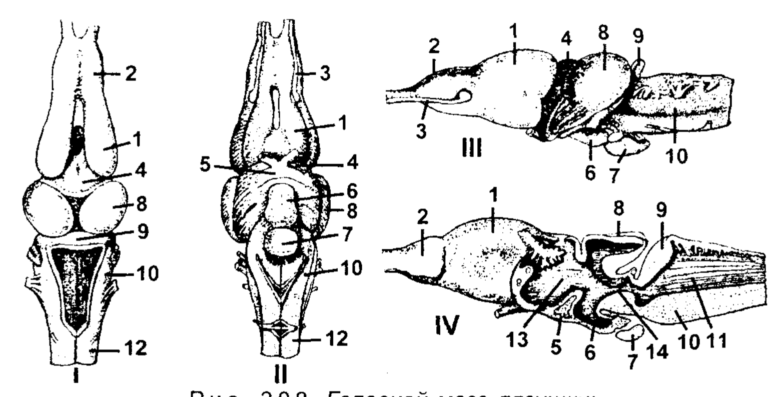


Рис. 308. *Головной мозг лягушки:*

I – сверху; II – снизу; III – сбоку; IV – в продольном разрезе; 1 – полушария переднего мозга; 2 – обонятельная доля; 3 – обонятельный нерв; 4 – промежуточный мозг; 5 – зрительная хиазма; 6 – воронка; 7 – гипофиз; 8 – средний мозг; 9 – мозжечок; 10 – продолговатый мозг; 11 – четвертый желудочек; 12 – спинной мозг; 13 – третий желудочек; 14 – сильвиев водопровод (по Паркеру)

Промежуточный мозг имеет небольшие размеры, сверху от него отходит теменной орган – эпифиз, а снизу воронка, связанная с задней долей гипофиза. Вместе с нижним отделом промежуточного мозга – гипоталамусом – гипофиз образует единую гипоталамо-гипофизарную систему, регулирующую деятельность эндокринных желез. Напомним, что гипофиз состоит из двух частей – передней (аденогипофиз), происходящей из эктодермы ротовой бухты (карман Ратке), и задней (нейрогипофиз), которая образуется из глиальных элементов задней части воронки гипоталамуса. Гипофиз личинок амфибий (как и у костных рыб) состоит лишь из передней и промежуточной долей (т.е. аденогипофиза), где синтезируются гонадотропные гормоны. У взрослых особей появляется задняя доля (нейрогипофиз), которая образуется из промежуточного мозга и связана с ним посредством воронки гипоталамуса. Средняя доля вырабатывает пролактин и регулирует водный обмен (гонадотропный гормон у взрослых особей не синтезируется).

Средний мозг амфибий крупный, особенно его крыша, но на фоне разросшегося переднего мозга уже не выглядит столь большим, как у рыб. Напомним, что средний мозг является интегрирующим центром ЦНС

еще третье веко, расположенное в переднем углу глаза. Экспериментально доказано, что земноводные реагируют только на движущиеся предметы.

Орган слуха земноводных организован гораздо сложнее, чем у рыб, поскольку звук в воздушной среде распространяется значительно хуже и медленнее, чем в воде. Поэтому орган слуха включает в себя не только звуковоспринимающий аппарат – внутреннее ухо, но и среднее ухо, которое улавливает звуки и передает их внутреннему уху. Среднее ухо представляет собой небольшую полость в черепе (она называется барабанной), заполненную воздухом и выстланную слизистой оболочкой. Через отверстие слуховой (евстахиевой) трубы барабанная полость сообщается с полостью глотки – таким образом происходит уравнивание давления воздуха в барабанной полости и атмосферного воздуха. Это сообщение является единственным, поскольку снаружи барабанная полость прикрыта тонкой барабанной перепонкой. Сравнительно-анатомические и эмбриологические исследования доказывают гомологию барабанной полости брызгальцу рыб. Передачу звука осуществляет слуховая косточка – стремечко, которая гомологична гиомандибуляре рыб, одним концом эта косточка упирается в барабанную перепонку, а другим – в мембрану овального окна внутреннего уха.

Механизм проведения звуковой волны у амфибий можно представить следующим образом. Звуковые волны, достигая барабанной перепонки, заставляют ее вибрировать, эта вибрация передается на стремечко, которое играет роль своеобразного усилителя звукового сигнала и передает вибрацию на мембрану, разделяющую барабанную полость и перепончатый лабиринт, это приводит к вибрации эндолимфы в перепончатом лабиринте и последующему возбуждению чувствительных клеток. Далее импульсы направляются по волокнам VIII пары черепных нервов в соответствующие центры головного мозга. Этот же нерв несет импульсы от органа равновесия, рецепторный аппарат которого также располагается в полости внутреннего уха (вестибулярный

аппарат). Среднее ухо адаптировано к восприятию звука в воздушной среде, поэтому оно имеется у всех наземных позвоночных. Однако у безногих и хвостатых амфибий барабанная перепонка отсутствует при сохраненной барабанной полости и слуховой косточки, следовательно, это изменение органа слуха вторично.

Органы обоняния представлены обонятельными капсулами, которые сообщаются с внешней средой через наружные ноздри и с глоткой через внутренние ноздри (хоаны), поскольку поток воздуха в процессе дыхания идет именно через них. Многочисленные обонятельные нервы направляются в обонятельные доли переднего мозга. Органы боковой линии имеются у личинок всех амфибий, но во взрослом состоянии сохраняются только у водных хвостатых и немногих постоянно водных бесхвостых. Этот орган чувств у амфибий организован несколько проще, чем у рыб, поскольку чувствительные клетки попросту лежат в коже, а не в специальном продольном канале, как это имеет место у рыб. Осязание осуществляется всей поверхностью кожи.

Поведение земноводных весьма примитивно, условные рефлексы вырабатываются медленно, а угасают быстро. Двигательная специализация рефлексов очень мала, поэтому лягушка не может сформировать защитный рефлекс отдергивания одной лапки, и при раздражении одной конечности она дергает обеими лапками.

Нервная система и органы чувств земноводных сыграли очень важную роль в становлении учения о физиологии нервной деятельности. Именно с лягушкой плодотворно экспериментировал выдающийся отечественный физиолог **И.М. Сеченов**, который изложил результаты работы в знаменитом труде «Рефлексы головного мозга» (1863). Еще раньше (в конце XVIII в.) лягушачьи лапки, подвешенные на проволоке, подсказали выдающемуся итальянскому анатому **Л. Гальвани** идею «животного электричества», которая легла в основу электрофизиологии.

Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии (Reptilia)

Рептилии, птицы и млекопитающие образуют группу высших позвоночных – *амниот*, которые способны размножаться без внешних источников воды благодаря наличию *амниотической полости*, ограниченной зародышевой *амниотической оболочкой*. Соответственно, рыбы и земноводные составляют группу низших позвоночных – *анамний*, у которых такая оболочка отсутствует, поэтому у них размножение осуществляется в водоемах, т.к. оболочки яйца у них не способны защитить развивающийся эмбрион от потери воды на суше. Именно поэтому ареалы анамний, как правило, ограничены водоемами или прибрежными территориями. Наличие амниотической оболочки позволило амниотам не зависеть от водоемов в период размножения, поэтому они расселены гораздо более широко и занимают самые разнообразные экологические ниши.

Среди амниот наиболее примитивными являются пресмыкающиеся – единственные холоднокровные амниоты. В настоящее время насчитывается около 6000 видов рептилий, которые составляют четыре отряда: клювоголовые, чешуйчатые, крокодилы и черепахи. Огромное количество видов пресмыкающихся вымерло в меловом периоде мезозойской эры по причинам, которые до сих пор не вполне ясны. Большинство современных рептилий обитают на суше, в том числе в местах с очень сухим климатом (пустынях). Некоторые виды вторично перешли к водному образу жизни.

Внешнее строение рептилий достаточно разнообразно, но в типичных случаях тело подразделяется на голову, туловище и хвост. Тело черепах заключено в массивный костный панцирь, надежно защищающий тело животного.

Анатомия. *Кожные покровы* рептилий значительно более толстые, чем у амфибий, и, в отличие от них, сухие (рис. 310). Наружный слой представлен эпидермисом (многослойный ороговевающий эпителий), который у многих видов формирует утолщения – чешуи.

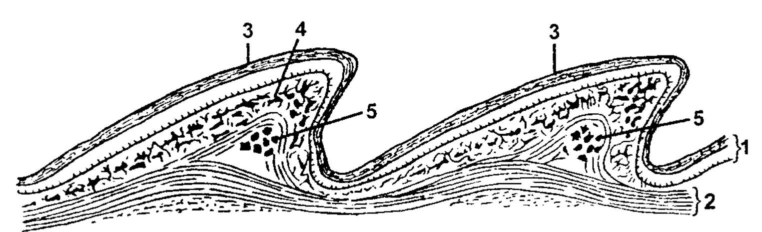


Рис. 310. *Продольный разрез через кожу ящерицы (Lacerta): 1 – эпидермис; 2 – собственно кожа; 3 – роговой слой; 4 – пигментные клетки; 5 – кожные окостенения (по Бючли)*

У многих ящериц роговые чешуи лишь слегка налегают друг на друга (рис. 311), при этом эпидермис между чешуями более тонкий, чем сами чешуи. У змей чешуи налегают друг на друга черепицеобразно, наконец у некоторых ящериц под чешуями лежат костные образования. Форма чешуй отличается не только у разных видов, но и зависит от расположения на теле животного. Обращаем внимание читателя на то, что костные чешуи рыб образуются из кориума, т.е. имеют мезодермальное происхождение, тогда как роговые чешуи пресмыкающихся происходят из эктодермального эпидермиса. Производными эпидермиса также являются когти, которыми вооружены пальцы.

Самый поверхностный роговой слой эпидермиса постоянно слущивается, пополнение клеточного состава осуществляют стволовые клетки, которые расположены в прилегающем к кориуму ростковом (мальпигиевом) слое. По мере деления этих клеток другие клетки, находящиеся над ними, оттесняются кнаружи, постепенно заполняются кератогиалином, отмирают и отслаиваются.

Рис. 311. *Схематические срезы кожи рептилий, демонстрирующие чешуи разных типов: А – кожа ящерицы с простыми, слегка перекрывающимися роговыми чешуями; Б – сильно перекрывающиеся роговые чешуи, типичные для змей; В – роговые чешуи, под которыми лежат костные элементы. Такие чешуи характерны для многих ящериц; 1 – роговая чешуя; 2 – эпидермис; 3 – дерма; 4 – костная чешуя (по Боас)*

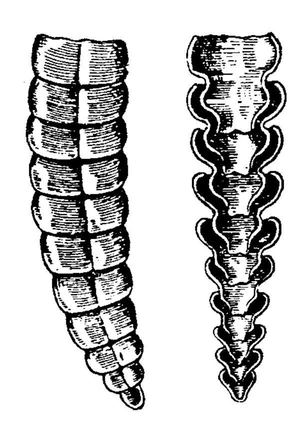


Рис. 312. *Гремучка гремучей змеи (снаружи и в продольном разрезе) (по С. П. Наумову)*

У змей периодически происходит линька, в процессе которой старый эпидермис сходит с тела наподобие чулка, при этом у гремучих змей на конце хвоста остается небольшой участок старой кожи, образующий характерную для них погремушку (рис. 312).

Сухая кожа рептилий содержит очень мало желез, у ящериц имеются железы, открывающиеся бедренными порами, у крокодилов железы имеются на спине, вблизи клоаки и на голове под нижней челюстью, более хорошо железы развиты у некоторых черепах.

Под эпидермисом располагается кутис, у некоторых видов в нем образуются местные окостенения, которые упрочняют кожу. У черепах такие окостенения формируют костный панцирь, состоящий из спинного щита – карапакса, и брюшного – пластрона.

Бедная железами, покрытая толстым ороговевающим эпидермисом кожа рептилий значительно хуже пропускает воду, чем покровы амфибий, особенно экономно испаряют воду через кожу пустынные виды пресмыкающихся (например, серый варан, агамы, круглоголовки и др.). Однако испарение через кожу все-таки идет, например, крокодилы, которым воду экономить не приходится (разумеется, если нет засухи!), теряют таким образом до 75% выделяемой воды.

В отличие от лягушек, кожа рептилий плотно срастается с телом, не образуя лимфатических мешков.

Скелет рептилий (особенно осевой) во многом отличается от скелета амфибий. Позвоночный столб состоит из процельных позвонков (передняя торцевая поверхность вогнутая, а задняя – выпуклая) у высших форм (например, у большинства чешуйчатых) или амфицельных (двояковогнутых) у низших (например, у гаттерий). Более сложная композиция позвонков

у черепах: передние позвонки – опистоцельные, средние – амфицельные, а задние – процельные.

Дифференцировка на отделы становится более заметной, поскольку количество позвонков в каждом из них увеличивается. Позвоночный столб подразделяется на четыре отдела: шейный, пояснично-грудной, крестцовый и хвостовой. Шейный отдел всегда насчитывает более одного позвонка (например, у ящериц их восемь), что делает шею (и, соответственно, голову!) значительно более подвижной по сравнению с амфибиями. Это обстоятельство чрезвычайно важно для животного, поскольку с выраженной шеей оно может не только наклонять или поднимать голову, что для позвоночника лягушки является вершиной подвижности, но и поворачивать ее во все стороны, обозревая при этом окрестности.

Не меньшее функциональное значение имеет обособление первых двух шейных позвонков в атланто-осевой комплекс. Об этих позвонках подробно рассказано в разделе, посвященном организации скелета туловища человека (см. т. 1), поэтому здесь мы лишь напомним, что первый шейный позвонок – атлант – посредством верхних суставных поверхностей (у рептилий и птиц такая поверхность одна) подвижно сочленяется суставами с костными выпуклостями – мыщелками затылочной кости. Другой особенностью этого позвонка является то, что у него отсутствует тело, которое переместилось к нижележащему

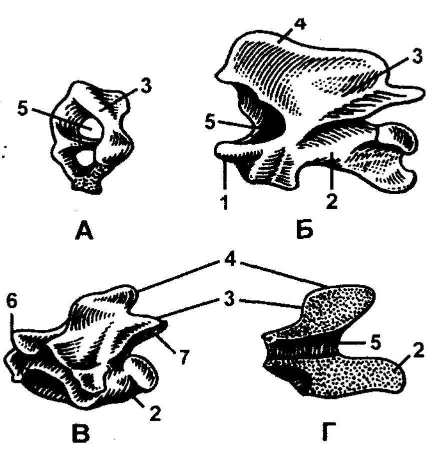


Рис. 313. *Позвонки варана: А – атлант; Б – эпистрофей; В – грудной позвонок; Г – продольный разрез грудного позвонка; 1 – зубовидный отросток эпистрофея; 2 – тело позвонка; 3 – верхняя дуга; 4 – остистый отросток; 5 – канал для спинного мозга; 6 – передний сочленовный отросток; 7 – задний сочленовный отросток (по Н. Н. Карташеву и соавт.)*

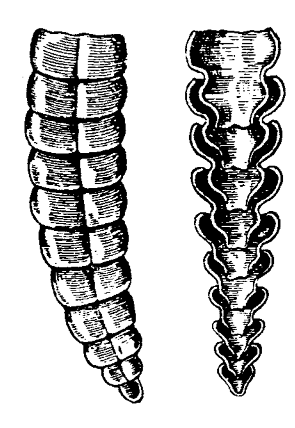


Рис. 312. *Гремучка гремучей змеи (снаружи и в продольном разрезе) (по С. П. Наумову)*

У змей периодически происходит линька, в процессе которой старый эпидермис сходит с тела наподобие чулка, при этом у гремучих змей на конце хвоста остается небольшой участок старой кожи, образующий характерную для них погремушку (рис. 312).

Сухая кожа рептилий содержит очень мало желез, у ящериц имеются железы, открывающиеся бедренными порами, у крокодилов железы имеются на спине, вблизи клоаки и на голове под нижней челюстью, более хорошо железы развиты у некоторых черепах.

Под эпидермисом располагается кутис, у некоторых видов в нем образуются местные окостенения, которые упрочняют кожу. У черепах такие окостенения формируют костный панцирь, состоящий из спинного щита – карапакса, и брюшного – пластрона.

Бедная железами, покрытая толстым ороговевающим эпидермисом кожа рептилий значительно хуже пропускает воду, чем покровы амфибий, особенно экономно испаряют воду через кожу пустынные виды пресмыкающихся (например, серый варан, агамы, круглоголовки и др.). Однако испарение через кожу все-таки идет, например, крокодилы, которым воду экономить не приходится (разумеется, если нет засухи!), теряют таким образом до 75% выделяемой воды.

В отличие от лягушек, кожа рептилий плотно срастается с телом, не образуя лимфатических мешков.

Скелет рептилий (особенно осевой) во многом отличается от скелета амфибий. Позвоночный столб состоит из процельных позвонков (передняя торцевая поверхность вогнутая, а задняя – выпуклая) у высших форм (например, у большинства чешуйчатых) или амфицельных (двояковогнутых) у низших (например, у гаттерий). Более сложная композиция позвонков

у черепах: передние позвонки – опистоцельные, средние – амфицельные, а задние – процельные.

Дифференцировка на отделы становится более заметной, поскольку количество позвонков в каждом из них увеличивается. Позвоночный столб подразделяется на четыре отдела: шейный, пояснично-грудной, крестцовый и хвостовой. Шейный отдел всегда насчитывает более одного позвонка (например, у ящериц их восемь), что делает шею (и, соответственно, голову!) значительно более подвижной по сравнению с амфибиями. Это обстоятельство чрезвычайно важно для животного, поскольку с выраженной шеей оно может не только наклонять или поднимать голову, что для позвоночника лягушки является вершиной подвижности, но и поворачивать ее во все стороны, обозревая при этом окрестности.

Не меньшее функциональное значение имеет обособление первых двух шейных позвонков в атланто-осевой комплекс. Об этих позвонках подробно рассказано в разделе, посвященном организации скелета туловища человека (см. т. 1), поэтому здесь мы лишь напомним, что первый шейный позвонок – атлант – посредством верхних суставных поверхностей (у рептилий и птиц такая поверхность одна) подвижно сочленяется суставами с костными выпуклостями – мыщелками затылочной кости. Другой особенностью этого позвонка является то, что у него отсутствует тело, которое переместилось к нижележащему

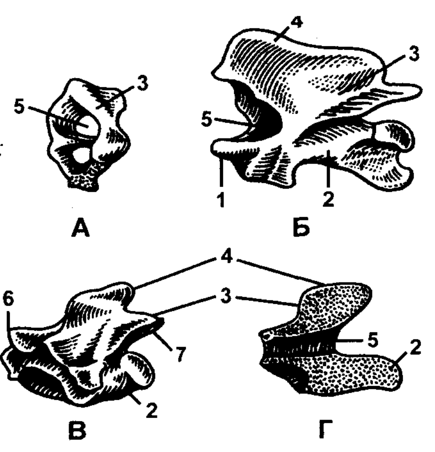


Рис. 313. *Позвонки варана: А – атлант; Б – эпистрофей; В – грудной позвонок; Г – продольный разрез грудного позвонка; 1 – зубовидный отросток эпистрофея; 2 – тело позвонка; 3 – верхняя дуга; 4 – остистый отросток; 5 – канал для спинного мозга; 6 – передний сочленовный отросток; 7 – задний сочленовный отросток (по Н. Н. Карташеву и соавт.)*

второму шейному позвонку – осевому (эпистрофей), образовав его зуб (рис. 313). Передняя дуга атланта образует с этим зубом подвижный цилиндрический сустав, благодаря чему сам атлант вместе с черепом поворачивается вокруг зуба. Таким образом, у амниот имеется возможность поворачивать голову вокруг продольной оси тела (у человека в связи с прямохождением продольная ось тела совпадает с его вертикальной осью). Обращаем внимание, что у рептилий череп соединяется с атлантом посредством лишь одного затылочного мыщелка.

Грудные позвонки у рептилий внешне не отличаются от поясничных, поэтому эти два отдела позвоночного столба объединяют в один – пояснично-грудной. Морфологически этот отдел отличается от других тем, что к каждому позвонку прикрепляется пара ребер. У ящерицы насчитывается 22 пояснично-грудных позвонка, все они несут ребра, но только первые пять пар снизу присоединяются к грудине, образуя настоящую грудную клетку (у ящериц последние три шейных позвонка также несут по паре хорошо выраженных *шейных ребер*, однако они не доходят до грудины). Остальные ребра не срастаются с грудиной и своими свободными концами заканчиваются в мышцах стенки тела. Значительно меньше ребер у черепах – всего восемь пар, причем все они срастаются с расположенными выше пластинами карапакса. У змей ребра с грудиной не срастаются вообще, что связано с ползающим образом жизни. Напомним, что у земноводных короткие ребра не срастаются с грудиной, поэтому у них грудная клетка не оформлена.

Крестцовый отдел у пресмыкающихся представлен двумя (а не одним, как у земноводных) позвонками, к их длинным поперечным отросткам присоединяются подвздошные кости тазового пояса.

Позвонки хвостового отдела не имеют подвижно сочлененных ребер, постепенно их размеры уменьшаются по направлению к концу тела. Обычно это самые многочисленные позвонки, но их количество у разных видов широко варьирует и во многом зависит от длины хвоста. У гаттерии, некоторых ящериц, а также у многих вымерших рептилий посередине тела хвостового

позвонка во фронтальной плоскости (напомним, что она перпендикулярна продольной оси тела животного) имеется хрящевая неокостеневающая прослойка, которая разделяет тело позвонка на переднюю и заднюю половины. В случае опасности местное рефлекторное сокращение мускулатуры хвоста переламывает тело позвонка по линии хрящевой прослойки, при этом часть хвоста, расположенная каудальнее, отламывается и продолжает беспорядочно изгибаться за счет сокращений мышц, что вводит в заблуждение врага и дает возможность ящерице благополучно улизнуть. В дальнейшем хвост регенерирует, правда, в несколько ущербном виде. Такой способ адаптивного «самокалечения» называется *аутотомией*. У черепах все позвонки, кроме шейных и хвостовых, неподвижно срастаются с пластинами карапакса.

Череп характеризуется почти полным окостенением первичного (хрящевого) черепа, или хондрокраниума, и наличием кнаружи от него большого количества покровных костей, входящих в состав дна, крыши и боковых стенок (рис. 314). Затылочную область мозгового черепа формируют четыре затылочные кости: две боковые, верхняя и основная, которые сообща ограничивают затылочное отверстие. Единственный затылочный мыщелок образуют боковые и основная затылочные кости. Слуховая область состоит из трех пар ушных костей, из которых верхние (верхнеушные) срастаются с верхней затылочной костью, а задние (заднеушные) – с боковыми затылочными, и только передние (переднеушные) кости остаются самостоятельными.

Большую часть основания черепа у рептилий (у всех других амниот тоже) образует покровная основная клиновидная кость, лежащая впереди основной затылочной кости (эти кости срастаются), напомним, что у анамний эту функцию выполняет парасфеноид, который у высших позвоночных отсутствует. Кроме клиновидной, в образовании дна черепа участвуют парные кости: крыловидные, квадратные и нёбные. Крышу черепа образует ряд парных покровных костей: носовые, лобные и теменные (у ящериц они срастаются в непарную кость с отверстием в центре для теменного органа). Большое

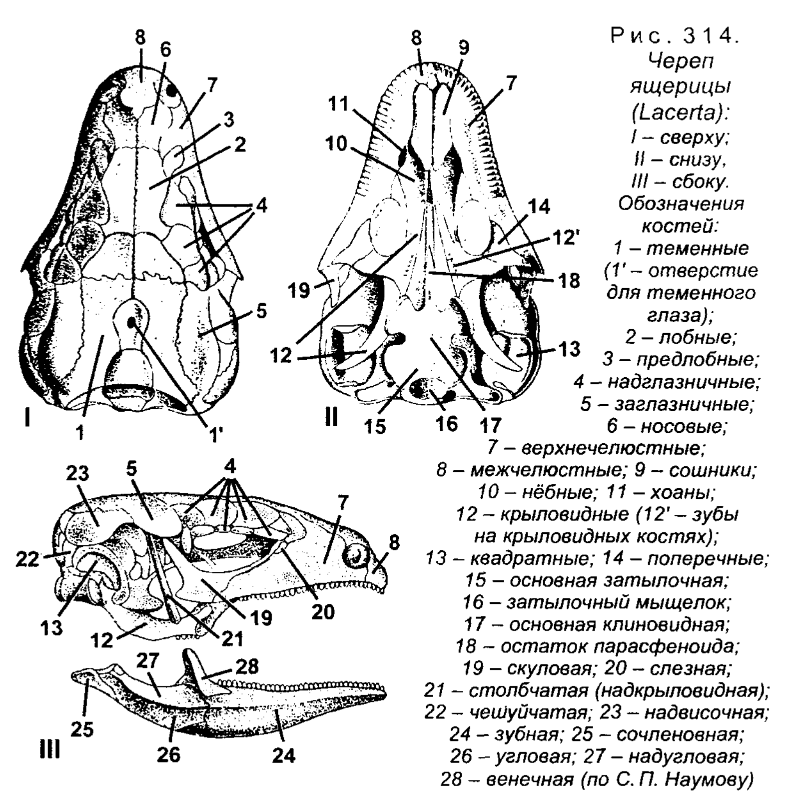


Рис. 314. *Череп ящерицы (Lacerta): I – сверху; II – снизу, III – сбоку. Обозначения костей: 1 – теменные (1' – отверстие для теменного глаза); 2 – лобные; 3 – предлобные; 4 – надглазничные; 5 – заглазничные; 6 – носовые; 7 – верхнечелюстные; 8 – межчелюстные; 9 – сошники; 10 – нёбные; 11 – хоаны; 12 – крыловидные (12' – зубы на крыловидных костях); 13 – квадратные; 14 – поперечные; 15 – основная затылочная; 16 – затылочный мыщелок; 17 – основная клиновидная; 18 – остаток парасфеноида; 19 – скуловая; 20 – слезная; 21 – столбчатая (надкрыловидная); 22 – чешуйчатая; 23 – надвисочная; 24 – зубная; 25 – сочленовная; 26 – угловая; 27 – надугловая; 28 – венечная (по С. П. Наумову)*

количество парных покровных костей входит в состав боковых стенок: надвисочные, чешуйчатые, скуловые, предлобные, предглазничные, слезные.

У разных пресмыкающихся мозговой череп образует одну или две височные дуги, например, у крокодила кнаружи от теменных костей с каждой стороны имеется верхняя височная яма. Она отграничена по наружному краю заднелобной (заглазничной) и чешуйчатой костями, которые вместе составляют верхнюю височную дугу. Кроме того, по бокам черепа сзади глазниц располагаются боковые височные ямы, которые снаружи отграничены нижними височными дугами, образованными скуловой и квадратно-скуловой костями (рис. 315). Череп с двумя парами височных дуг и двумя парами височных ям называется *диапсидным*, или *двудужным*.

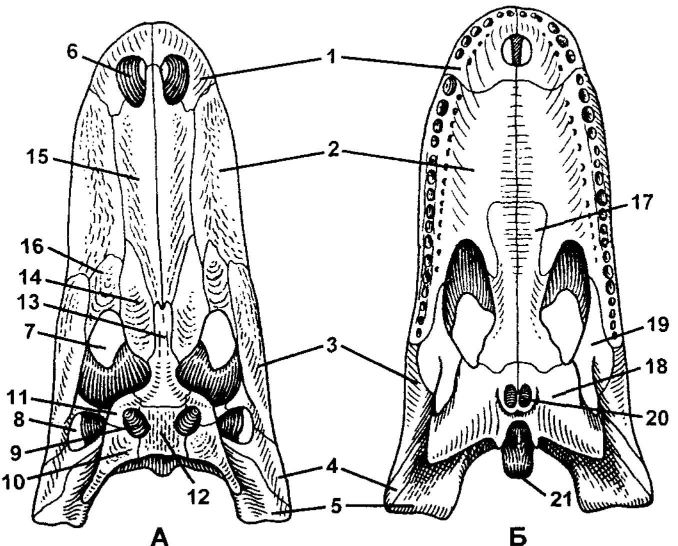


Рис. 315. *Череп крокодила (миссисипский аллигатор):* *А – сверху; Б – снизу; 1 – межчелюстная кость; 2 – верхнечелюстная кость; 3 – скуловая кость; 4 – квадратно-скуловая кость; 5 – квадратная кость; 6 – наружная ноздря; 7 – глазница; 8 – боковая височная яма; 9 – верхняя височная яма; 10 – чешуйчатая кость; 11 – заднелобная (заглазничная) кость; 12 – теменная кость; 13 – лобная кость; 14 – предлобная кость; 15 – носовая кость; 16 – слезная кость; 17 – нёбная кость; 18 – крыловидная кость; 19 – поперечная кость; 20 – хоаны (внутренние отверстия ноздрей); 21 – затылочный мыщелок (по Н. Н. Карташеву и соавт.)*

У некоторых ящериц сохраняются полные верхние височные дуги, отделяющие верхние височные ямы, тогда как в нижней дуге сохраняется только скуловая кость, а квадратно-скуловая кость отсутствует, из-за чего боковые височные ямы остаются снаружи незамкнутыми

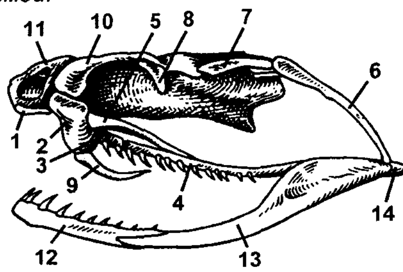


Рис. 316. *Череп ядовитой змеи:* *1 – предчелюстная кость; 2 – верхнечелюстная кость; 3 – нёбная кость; 4 – крыловидная кость; 5 – поперечная кость; 6 – квадратная кость; 7 – чешуйчатая кость; 8 – заднелобная кость; 9 – ядовитый зуб; 10 – лобная кость; 11 – носовая кость; 12 – зубная кость; 13 – угловая кость; 14 – сочленовная кость (по Н. Н. Карташеву и соавт.)*

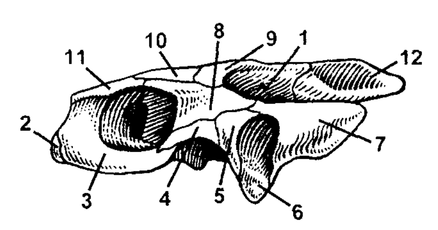


Рис. 317. *Череп болотной черепахи:*
1 – ложная височная яма;
2 – предчелюстная кость;
3 – верхнечелюстная кость;
4 – скуловая кость;
5 – квадратно-скуловая кость;
6 – квадратная кость;
7 – чешуйчатая кость;
8 – заднелобная кость;
9 – теменная кость; 10 – лобная кость; 11 – предлобная кость;
12 – верхняя затылочная кость (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

(т.е. открытыми). У других ящериц частично редуцируются не только нижние, но и верхние дуги, а у змей обе височные дуги вообще отсутствуют (заднелобная и чешуйчатая кости не соединяются) и обе височные ямы остаются открытыми снаружи (рис. 316). Височные ямы весьма полезны, т.к. позволяют в значительной мере снизить массу черепа.

Наконец у черепах височные ямы отсутствуют (рис. 317), соответственно, их череп называется *анапсидным*, или *бездужным*.

У крокодилов и некоторых черепах имеется вторичное костное нёбо (см. рис. 315), которое образуют нёбные отростки межчелюстных, верхнечелюстных, нёбных и крыловидных костей, сросшиеся по срединной линии. Твердое нёбо разделяет носовую и ротовую полости.

Висцеральный череп характеризуется окостенением нёбно-квадратного хряща, который становится упоминаемой выше квадратной костью. Верхний конец этой кости подвижно сочленен с мозговым черепом, а нижний – с нижней челюстью. Впереди от квадратной кости (напоминаем, что она по происхождению относится к первичному хондральному черепу) располагаются покровные кости: крыловидная и впереди нее нёбная, которые соединяются с сошником и верхнечелюстными костями. От крыловидной кости вверх отходит парная верхнекрыловидная кость, соединяющая крыловидную кость с теменной (она имеется у ящериц и гаттерий), и поперечные кости, которые впереди соединяются с верхнечелюстными костями.

Функционирующая вторичная верхняя челюсть образована предчелюстными (межчелюстными) и верхнечелюстными костями. Нижняя челюсть образована

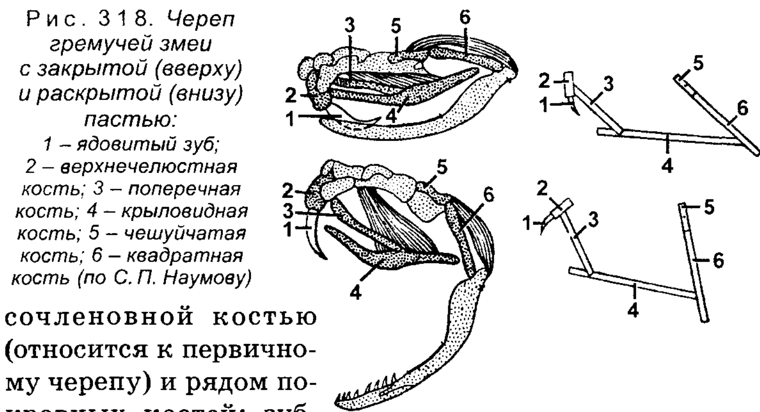


Рис. 318. *Череп гремучей змеи с закрытой (вверху) и раскрытой (внизу) пастью:*
1 – ядовитый зуб; 2 – верхнечелюстная кость; 3 – поперечная кость; 4 – крыловидная кость; 5 – чешуйчатая кость; 6 – квадратная кость (по С. П. Наумову)

сочленовной костью (относится к первичному черепу) и рядом покровных костей: зубной, угловой, надугловой, венечной и некоторых других (в зависимости от вида). Зубы располагаются на предчелюстной, челюстной, зубной, а также могут находится на крыловидных костях. Все зубы имеют одинаковое строение, поэтому жевать рептилии не могут и вынуждены заглатывать пищу целиком. У черепах зубы отсутствуют, вместо них функционируют острые роговые чехлы, покрывающие челюстные кости. У змей кости черепа имеют многочисленные подвижные соединения (рис. 318), благодаря чему они могут проглатывать добычу, которая значительно превосходит по толщине саму змею (например, птичьи яйца).

Подъязычная дуга, как и у амфибий, преобразуется в подъязычный аппарат, а гиомандибуляре (подвесок) функционирует как слуховая косточка – стремечко.

Добавочный скелет, в основном, сходен со скелетом амфибий, но отличается некоторыми особенностями. В плечевом поясе имеются ключица (отсутствует у крокодилов) и надгрудинник, которые повышают прочность соединения правой и левой сторон плечевого пояса (рис. 319). Соединение ребер с грудиной и формирование грудной клетки обеспечивает непосредственное соединение плечевого пояса с осевым скелетом (напомним, что у амфибий плечевой пояс располагается в мышцах тела и с осевым скелетом не связан). У змей пояс верхних конечностей редуцируется,

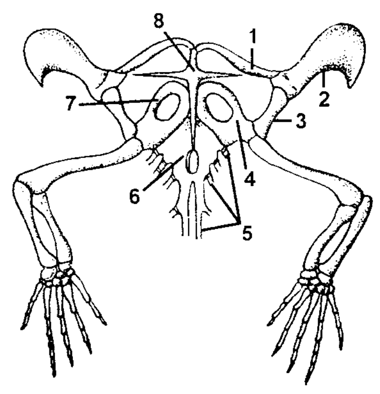


Рис. 319. *Плечевой пояс и передние конечности ящерицы (Lacerta):*
1 – ключица; 2 – надлопаточный хрящ; 3 – лопатка: 4 – коракоид; 5 – ребра; 6 – грудина; 7 – переднекоракоидный хрящ; 8 – надгрудинник (по С. П. Наумову)

а у черепах ключицы и надгрудинник срастаются с пластроном, образуя некоторые его пластинки (передние парные и расположенную между ними непарную).

Тазовый пояс, образованый подвздошной, седалищной и лобковой костями, не имеет существенных особенностей (рис. 320). Свободные передняя и задняя конечности имеют типичное строение, в области коленного сустава (сочленение бедра с голенью) расположена мелкая сесамовидная косточка – коленная чашечка. Проксимальный ряд костей предплюсны срастается с берцовыми костями (или малоподвижно соединяется с ними), а кости дистального ряда также прочно соединяются с костями плюсны, поэтому вместо голеностопного сустава выражен межпредплюсневый сустав, соединяющий проксимальный и дистальный ряды костей предплюсны.

У гаттерий и крокодилов вдоль брюха под кожей располагается ряд тонких покровных костей, которые называют брюшными ребрами, однако к настоящим хондральным ребрам они никакого отношения не имеют. Полагают, что они представляют собой остатки брюшного панциря стегоцефалов.

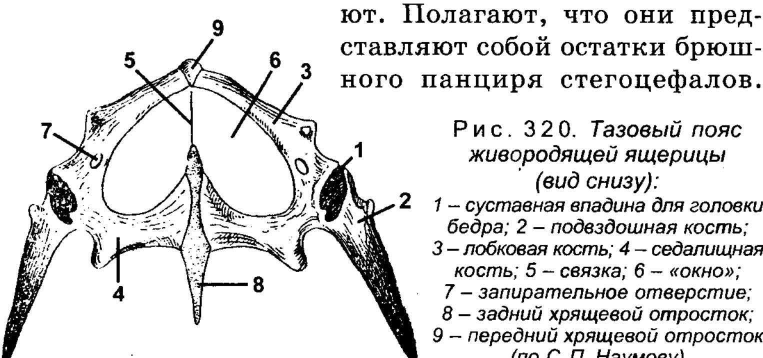


Рис. 320. *Тазовый пояс живородящей ящерицы (вид снизу):*
1 – суставная впадина для головки бедра; 2 – подвздошная кость; 3 – лобковая кость; 4 – седалищная кость; 5 – связка; 6 – «окно»; 7 – запирательное отверстие; 8 – задний хрящевой отросток; 9 – передний хрящевой отросток (по С. П. Наумову)

Возможно, костные пластинки пластрона черепах также гомологичны брюшным ребрам.

Мышечная система сохраняет сегментированный характер только в области позвоночного столба, остальная часть скелетной мускулатуры представлена дифференцированными мышцами, расположенными вокруг суставов, которые обеспечивают частные движения определенных костей. Поэтому движения рептилий более сложные и многообразные, чем у амфибий.

Мышцы пояса задней конечности главным образом прикрепляются не к костям таза, а к хвостовым позвонкам. Скорость передвижения пресмыкающихся по твердому субстрату значительно более высокая, чем у амфибий. Увеличение числа шейных позвонков сопровождается дифференцировкой хорошо развитой мускулатуры шеи, из-за чего голова становится подвижной. Поскольку у рептилий имеется полноценная грудная клетка, у них развивается межреберная мускулатура, которая обеспечивает изменения объема грудной клетки, необходимые для реберного типа дыхания.

Пищеварительная система рептилий более дифференцированна, чем у земноводных. Ротовая полость четко отделена от глотки, причем у крокодилов и черепах ротовая полость отделена от носовой посредством костного нёба (см. рис. 315). Железы ротовой полости развиты лучше, чем у амфибий.

На дне ротовой полости имеется подвижный язык, снабженный собственной мускулатурой, причем форма языка у разных видов неодинакова. В частности, у некоторых ящериц (например, агам) он плоский и суживается кпереди, у змей и многих ящериц (например, варанов) язык длинный, тонкий и раздваивается на конце, у хамелеонов очень длинный язык имеет на конце расширение и т.д. Обычно язык участвует в процессе добывания пищи, например, хамелеон с помощью языка захватывает пищу, однако нередко его функция не ограничивается этим, так, змеи и многие ящерицы с помощью языка определяют запахи (в этом участвует якобсонов орган).

У большинства рептилий имеются конические зубы, с помощью которых животное удерживает пищу, однако жевать рептилии не могут, поэтому для того, чтобы оторвать кусок от крупной добычи, приходится, ухватившись за нее зубами, поворачиваться вокруг своей оси (так поступают, например, крокодилы). Зубы располагаются на межчелюстных, верхнечелюстных, нижнечелюстных (зубных) и крыловидных костях, в отличие от амфибий, сошник не несет зубов (исключение составляет гаттерия). Обычно зубы попросту прирастают к кости, и только у крокодилов они находятся в альвеолах, что делает их более устойчивыми.

Пищевод более длинный, чем у земноводных, что объясняется значительно большей длиной шеи рептилий (рис. 321). Напомним, что по пищеводу пища только продвигается из глотки в желудок, который лежит в передней части брюшной полости. Стенки желудка снабжены хорошо развитой мускулатурой, что обеспечивает его

Рис. 321. Общее расположение внутренних органов самки кавказской агамы:
1 – правое предсердие; 2 – левое предсердие; 3 – желудочек; 4 – трахея; 5 – легкое; 6 – пищевод; 7 – желудок; 8 – двенадцатиперстная кишка; 9 – тонкая кишка; 10 – толстая кишка; 11 – зачаточный слепой вырост кишки; 12 – прямая кишка; 13 – полость клоаки; 14 – поджелудочная железа; 15 – селезенка; 16 – печень; 17 – желчный пузырь; 18 – желчный проток; 19 – яичник; 20 – яйцевод; 21 – почка; 22 – мочевой пузырь (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

перистальтику. Из желудка химус попадает в тонкую кишку, начинающуюся двенадцатиперстной кишкой, в которую впадают протоки печени и поджелудочной железы, расположенной в первой петле тонкой кишки.

Сделав несколько петель, тонкая кишка переходит в толстую, причем в области перехода у рептилий имеется небольшой вырост – зачаточная слепая кишка, которая у сухопутных растительноядных видов черепах довольно хорошо развита. Напомним, что слепая кишка отсутствует у анамний. Задний отдел толстой кишки образован прямой кишкой, которая открывается в клоаку.

По характеру питания рептилии очень разнообразны, среди них имеются большое количество хищников, например все змеи, вараны, крокодилы и др. Часть видов питается растительной пищей, например агамы, многие черепахи. У рептилий относительно медленный обмен веществ, поэтому они способны длительное время голодать (несколько месяцев и даже более года). Общая длина пищеварительного тракта зависит от характера пищи: у плотоядных он короче, а у растительноядных – длиннее.

Дыхательная система совершеннее, чем у амфибий, что проявляется в более четкой дифференцировке воздухоносных путей и значительном увеличениии функциональной поверхности газообмена в легких. Воздухоносные пути четко подразделяются на верхние – носовую полость (напомним, что у большинства видов она объединена с ротовой полостью, но у крокодилов и черепах эти полости разделены костным нёбом) и нижние – гортань, трахею и бронхи.

Стенки гортани поддерживают три хряща – парные черпаловидные и непарный перстневидный. Длинная трахея поддерживается в открытом состоянии благодаря кольцевидным хрящам в ее стенках. Легкие имеют разнообразную форму (рис. 322) и более сложное, чем у амфибий, строение. В отличие от последних, на внутренней поверхности легких рептилий образуются не мелкие выросты, а сложная сеть перегородок, которые формируют множество небольших внутренних ячеек, имеющих в совокупности гораздо бо́льшую поверхность,



Рис. 322. *Различные типы внутренней структуры легких пресмыкающихся:* *А – гаттерия; Б – варан; В – хамелеон (внешний вид легких) (по С. И. Левушкину и соавт.)*

чем у мешковидного легкого амфибий. Стенки ячеек пронизаны большим количеством кровеносных сосудов, приносящих венозную кровь для газообмена с легочным воздухом. У многих ящериц (особенно у хамелеонов) задняя часть легких вытянута в виде пальцевидных выростов (они называются легочными мешками), там отсутствуют ячейки, поэтому газообмен не идет. Наиболее простое строение имеют легкие гаттерий, напоминающие легкие амфибий (см. рис. 322), а самое сложное – черепах и крокодилов.

Поступление и удаление воздуха у рептилий происходит не за счет заглатывания, а посредством ритмичного сокращения межреберных мышц, изменяющих объем грудной клетки. При вдохе увеличивается объем грудной клетки, легкие пассивно расширяются, что приводит к уменьшению давления внутри них, поэтому атмосферный воздух через ноздри засасывается в верхние пути, из них через гортанную щель поступает в гортань, затем в трахею, которая делится на два бронха, несущих воздух непосредственно в легкие.

При выдохе грудная клетка сжимается и выдавливает из легких воздух, который удаляется тем же путем, но в обратном направлении. Такой тип дыхания называется реберным (напомним, что у амфибий отсутствует оформленная грудная клетка, поэтому реберное дыхание у них невозможно).

Кожное дыхание у рептилий отсутствует, поскольку покровы тела имеют толстый роговой слой, который очень сильно ограничивает свободную диффузию газов.

Поскольку эмбриональное развитие пресмыкающихся полностью происходит в яйце и не связано с естественными водоемами, жаберное дыхание у них от-

Рис. 323. *Сердце ящерицы:*
1 – общий ствол сонных артерий;
2 – внутренняя сонная артерия;
3 – наружная сонная артерия;
4 – легочная артерия; 5 – левая дуга аорты; 6 – правая дуга аорты;
7 – подключичная артерия;
8 – легочная вена; 9 – полая вена (нижняя) и две яремные вены (верхние); 10 – спинная аорта;
11 – желудочно-кишечная артерия (к внутренностям) (по С. П. Наумову)

сутствует, а газообмен в яйце осуществляется за счет аллантоиса и желточного мешка.

Кровеносная система рептилий более дифференцирована, что позволяет эффективнее разделять артериальную и венозную кровь. Сердце состоит из трех камер, но предсердия разделены полной перегородкой, при этом предсердно-желудочковое отверстие не общее, как у амфибий, а индивидуальное для каждого предсердия. Венозный синус входит в состав правого желудочка, артериальный конус редуцирован (сохраняется в рудиментарном виде у гаттерий, а также некоторых видов ящериц и черепах), поэтому артерии – правая и левая дуги, а также легочная артерия от желудочка отходят самостоятельно (рис. 323).

Строение желудочка значительно сложнее, чем у амфибий. У всех рептилий желудочек имеет внутренние перегородки, которые препятствуют смешиванию в его полости артериальной и венозной крови. Неполная горизонтальная перегородка разделяет полость желудочка на две камеры – вентролатеральную (легочную), направленную вниз и вправо, и дорзолатеральную, которая занимает верхнюю и левую от перегородки часть желудочка. Дорзолатеральная камера делится крупным мышечным гребнем, называемым вертикальной перегородкой, на две части – левую (артериальную) и правую (венозную), которая сообщается с вентролатеральной камерой.

В систоле предсердий кровь из них поступает в желудочек через отдельные отверстия, при этом артериальная

кровь из левого предсердия выталкивается в левую часть дорзолатеральной камеры желудочка, а венозная кровь из правого предсердия – в правую часть той же камеры. Из правой части кровь затем перетекает в вентролатеральную камеру, с которой, как мы уже говорили, она сообщается. Смешиванию крови в этой камере препятствуют предсердно-желудочковые клапаны, которые в это время прилегают к вертикальной перегородке желудочка, поэтому венозная и артериальная части дорзолатеральной камеры оказываются разделенными.

Артериальная система большого круга кровообращения. Когда начинается систола желудочка и давление в его полости возрастает, венозная кровь из легочной (вентролатеральной) камеры, объединенной с венозной частью дорзолатеральной камеры,

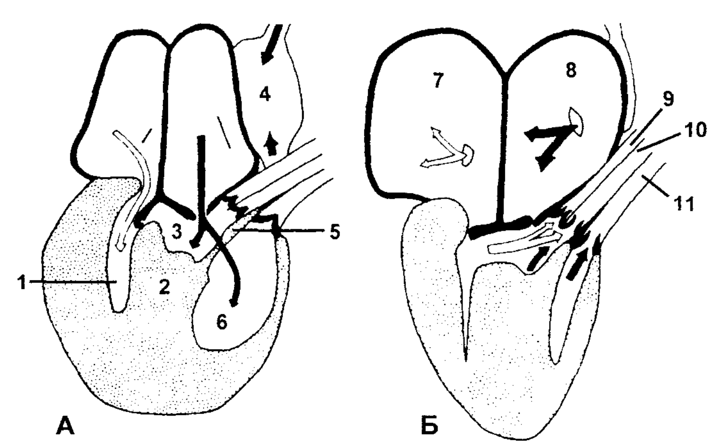


Рис. 324. *Схема циркуляции крови в сердце варановой ящерицы. Представленная картина характерна не для всех ныне живущих пресмыкающихся, весьма многообразных в отношении способов циркуляции: А – сердце в момент сокращения (систолы) предсердий и расслабления (диастолы) желудочка; Б – в момент диастолы предсердий и систолы желудочка. Белыми стрелками показаны потоки артериальной крови, а черными – потоки венозной. В данном случае желудочек частично подразделен вертикальной перегородкой (2) на артериальную полость (1) и второй объем, который также подразделен другой неполной перегородкой, часто именуемой мышечным гребнем (5), на венозную полость (3) и легочную полость (6). На А черная стрелка обходит свободный край мышечного гребня; 4 – венозная пазуха; 7 – левое предсердие; 8 – правое предсердие; 9 – правая системная дуга; 10 – левая системная дуга; 11 – легочная артерия (по Веббу и соавт.)*

поступает в легочную артерию, с которой начинается малый круг кровообращения (рис. 324). От артериальной части дорзолатеральной камеры с левой стороны желудочка отходит правая дуга аорты, несущая артериальную кровь, а от середины желудочка – левая дуга аорты, в которой кровь, казалось бы, должна была быть венозной. Однако давление крови в момент систолы отодвигает перегородку, разделяющую артериальную и венозную камеры желудочка, поэтому в венозную камеру также поступает чистая артериальная кровь, хотя иногда в левую дугу аорты может поступать и смешанная кровь.

Поскольку левая дуга аорты отходит от желудочка правее правой дуги, эти сосуды образуют характерный для рептилий перекрест. В дальнейшем от правой дуги отходят сонные и подключичные артерии, несущие артериальную кровь к голове и обеим передним конечностям. Обе дуги аорты (правая и левая) огибают сердце с боков и ниже его сливаются в непарную спинную аорту, от которой отходят ветви ко всем внутренним органам и стенкам тела. В задней части тела аорта отдает две крупные подвздошные артерии (они кровоснабжают задние конечности) и продолжается в хвостовую артерию.

Организация венозной системы не имеет принципиальных отличий от амфибий, за исключением отсутствия кожных вен, несущих артериальную кровь (напомним, что у рептилий отсутствует кожный газообмен).

Малый круг кровообращения начинается с легочной артерии, которая вскоре после отхождения от желудочка делится на две ветви, направляющиеся в правое и левое легкое, где распадаются на капилляры. Артериальная кровь оттекает от легких по правой и левой легочным венам, которые сливаются в единую вену, впадающую в правое предсердие.

Более сложно устроено сердце у крокодилов, поскольку у них имеется полная перегородка, разделяющая полость желудочка на две изолированные части. Поэтому артериальная кровь попадает в правую дугу, а в левую течет венозная кровь, однако у них в основании артериальных стволов имеется проход (паниццево

отверстие), через который артериальная кровь все же проникает из правой дуги в левую. Итак, у крокодилов артериальная кровь почти отделена от венозной.

По сравнению с амфибиями рептилии имеют бо́льшую частоту сердцебиений (например, у прыткой ящерицы примерно 65 сокращений в минуту), более высокий сердечный индекс (до 2,1), у них выше давление крови и быстрее кровоток. Кроме того, в крови рептилий содержится в два раза больше эритроцитов и значительно больше кислородная емкость крови (см. табл. 5). Все это делает интенсивность обмена веществ примерно в 5 – 10 раз более высокой, чем у земноводных.

Лимфатическая система развита хорошо. Лимфатические сердца немногочисленны, самые крупные из них расположены в области таза. Лимфатические сосуды впадают в различные вены, но, главным образом, в яремные вены.

Выделительная система у всех амниот, в том числе и пресмыкающихся, представлена гораздо более совершенной тазовой почкой, или метанефросом. Характерная для взрослых анамний туловищная почка (мезонефрос) у амниот функционирует только определенный период эмбрионального развития, а потом заменяется метанефросом, который функционирует у взрослой особи в течение всей жизни. Таким образом, у эмбрионов амниот последовательно сменяют друг друга три поколения почек: пронефрос, мезонефрос и метанефрос, образующиеся из общего тяжа нефрогенной ткани, причем каждая из них (начиная с мезонефроса) образуется позади предыдущей почки.

Морфофункциональной единицей метанефроса является нефрон, состоящий из почечного тельца (капсула Шумлянского – Боумена с сосудистым клубочком), в котором фильтруется первичная моча, и системы канальцев, где происходит обратная реабсорбция и формирование вторичной мочи. В отличие от нефронов мезонефроса, здесь всегда отсутствует воронка, а канальцы имеют значительно большую длину, поэтому обратное всасывание из первичной мочи веществ, необходимых организму, которые проходят через

фильтрационный барьер и в результате оказываются в первичной моче, идет гораздо более эффективно.

Различают проксимальный каналец, отходящий от капсулы почечного тельца, и дистальный, который открывается в собирательную трубочку. При этом в проксимальный каналец поступает относительно большое количество первичной мочи, а из дистального канальца в собирательную трубочку течет вторичная моча, объем которой значительно меньше. В проксимальном канальце происходит активное (с затратами энергии) всасывание из первичной мочи электролитов, глюкозы и других осмотически активных веществ, в результате чего тканевая жидкость вокруг канальца становится гипертоничной и в соответствии с правилами осмотического транспорта всасывает воду из мочи, находящейся в канальцах. В результате объем мочи уменьшается и она из первичной становится вторичной.

Все реабсорбируемые вещества поступают в кровеносные капилляры, которые густо оплетают канальцы нефрона, причем имеет место противоточный механизм, т.е. направление движения мочи в канальце противоположно току крови в сосудах, что повышает эффективность процесса. Следует отметить, что реабсорбции подвергаются только вещества, необходимые организму, тогда как продукты обмена остаются в полости канальца, постепенно концентрируясь.

Нефроны рептилий организованы проще, чем у других амниот, проксимальные канальцы у них непосредственно переходят в дистальные. Количество нефронов в почках рептилий гораздо большее, чем у амфибий (около 5000).

Конечным продуктом азотистого обмена у пресмыкающихся является нерастворимая мочевая кислота, для выведения которой не требуется большого количества воды, что позволяет рептилиям экономить воду. Соли мочевой кислоты секретируются в просвет канальца и в виде суспензии поступают в собирательные трубочки, а из них в мочевыводящие пути. Чтобы кристаллы кислоты не осаждались на стенках, клетки внутренней выстилки мочевыводящих путей выделяют слизь, содержащую муцин, что предохраняет стенки органа от повреждений.

Мочевая кислота как конечный продукт обмена выводится у большинства видов рептилий, имеющих, таким образом, урикотелический тип обмена. Однако у гаттерии выводится не только мочевая кислота, но и мочевина (уреотелический тип), а у водных черепах – мочевина и аммиак (аммониотелический тип обмена).

Из почек моча поступает в мочеточники, которые в ходе эмбрионального развития отшнуровываются от задней части вольфовых протоков. Мочеточники открываются в клоаку со спинной стороны, с брюшной стороны в клоаку открывается мочевой пузырь (отсутствует у крокодилов и змей).

Половая система. Мужская половая система представлена семенниками, половыми протоками, у самцов большинства рептилий имеются совокупительные органы (рис. 325). Парные семенники подвешены на брыжейке в полости тела по бокам от позвоночного столба. У самцов редуцируется не весь пронефрос – сохраняется его передняя часть, которая затем преобразуется в придаток семенника. От семенника отходят многочисленные семявыносящие канальцы, продолжающиеся в канальцы придатка, которые, в свою очередь, открываются в семяпровод – вольфов проток. Мюллеров проток у самцов не сохраняется. Семяпроводы открываются в мочеточник на своей стороне тела незадолго до его впадения в клоаку. Выросты стенки клоаки образуют совокупительный орган, который у ящериц и змей является

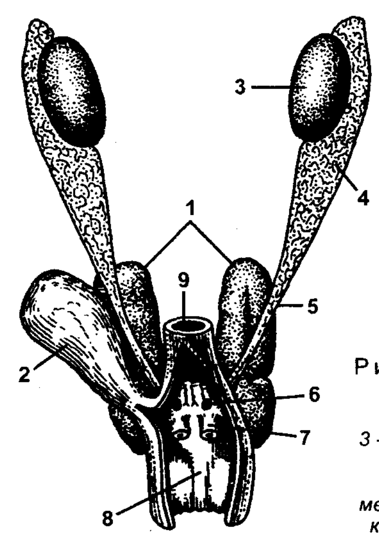


Рис. 325. *Мочеполовой аппарат самца кавказской агамы:*
1 – почка; 2 – мочевой пузырь; 3 – семенник; 4 – придаток семенника; 5 – семяпровод; 6 – мочеполовое отверстие; 7 – совокупительный мешок; 8 – полость клоаки; 9 – прямая кишка (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

парным, у черепах и крокодилов непарным, а у гаттерий отсутствует вообще. При половом возбуждении совокупительные органы выпячиваются наружу, один из них во время полового акта вводится в клоаку самки, куда затем вводится сперма.

У черепах и крокодилов вдоль брюшной стенки клоаки проходит пара гребней – пещеристых тел, между которыми имеется канавка, заканчивающаяся головкой. Такая структура очень напоминает половой член млекопитающих. При половом возбуждении головка и пещеристые тела наполняются кровью и значительно увеличиваются. Головка высовывается из клоаки и вводится в клоаку самки, а раздувшиеся пещеристые тела смыкаются свободными краями, превращая канавку между ними в замкнутую трубку, по которой в клоаку самки перетекает сперма. Интересно, что у самок в зародышевом состоянии эти структуры также закладываются, но в дальнейшем не развиваются, а у взрослой самки сохраняются в виде нефункционального клитора.

Женская половая система образована парными яичниками и половыми путями (рис. 326). Яичники лежат в полости тела, будучи подвешенными на брыжейке к стенке тела. Созревшие яйцеклетки, содержащие большое количество желтка, попадают в полость тела и оттуда проникают в воронку одного из яйцеводов, которые одним концом (воронкой) открываются в полость тела, а другим – в клоаку.

В качестве яйцевода у рептилий функционируют мюллеровы протоки (у самок вольфовы протоки не сохраняются), которые иногда подразделяют на отделы. Первый

Рис. 326. *Мочеполовой аппарат самки кавказской агамы:*
1 – почка; 2 – мочевой пузырь; 3 – мочевое отверстие; 4 – яичник; 5 – яйцевод; 6 – воронка яйцевода; 7 – половое отверстие; 8 – полость клоаки; 9 – прямая кишка (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

отдел, который начинается воронкой, называется собственно яйцеводом, или маточной трубой, второй – более широкий – маткой, более узкий отдел, соединяющий матку с клоакой, называется влагалищем. Обращаем внимание читателя на то, что, несмотря на общие названия отделов половых путей у рептилий (а также птиц) и млекопитающих, функции этих отделов различны, поэтому названия являются во многом условными.

Проходя по яйцеводу, яйцеклетка окружается оболочками, выделяемыми клетками эпителия: в верхнем отделе (маточной трубе) – яичным белком, в среднем (матке) – скорлупой, которая у рептилий кожистая, пергаментообразная, иногда пропитана известью. Понятно, что наличие скорлупы требует оплодотворения яйцеклетки до ее образования, поэтому у рептилий оплодотворение внутреннее.

Развитие начинается в яйцеводах и практически полностью завершается в яйце. Напомним, что рептилии являются амниотами, поэтому у них зародыш в яйце окружен оболочками, а скорлупа не дает яйцу высохнуть. Яйцо рептилий содержит много желтка, который скапливается у одного из полюсов (вегетативного). Дробление дискоидальное, при котором борозды дробления не проходят все яйцо, поэтому не охватывают богатую желтком цитоплазму вегетативного полушария, при этом на анимальном полюсе образуется дискообразная однослойная бластодерма, которая затем становится многослойной. Развитие идет без метаморфоза, поэтому из яйца выходит вполне сформированное животное, отличающееся от взрослой особи, главным образом, маленькими размерами. Самка обычно откладывает яйца в подходящих для этого местах. Некоторые виды проявляют заботу о потомстве (например, королевские кобры, которые делают гнезда и охраняют их). Вторичноводные пресмыкающиеся для размножения выходят на сушу и там откладывают яйца (например, морские черепахи) или становятся яйцеживородящими (например, морские змеи).

Нервная система организована сложнее, чем у амфибий, что вызвано адаптацией к постоянно наземному

обитанию. В наибольшей степени усложнился **головной мозг** (рис. 327). Самым крупным отделом является передний мозг, прежде всего, полушария конечного мозга. Основная масса серого вещества полушарий сосредоточена в полосатых телах, расположенных в основании конечного мозга, у рептилий они становятся главными координаторами нервной деятельности.

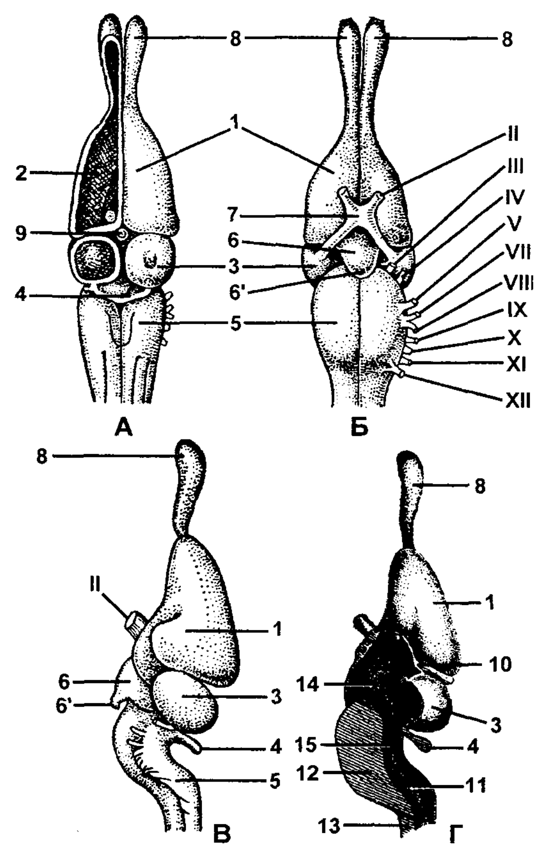


Рис. 327. *Головной мозг ящерицы:*

А – сверху; В – снизу; В – сбоку; Г – сбоку в разрезе; 1 – полушарие переднего мозга; 2 – полосатое тело; 3 – средний мозг; 4 – мозжечок; 5 – продолговатый мозг; 6 – воронка; 6' – гипофиз; 7 – хиазма; 8 – обонятельная доля; 9 – эпифиз; 10 – промежуточный мозг; 11 – четвертый желудочек; 12 – продолговатый мозг; 13 – спинной мозг; 14 – третий желудочек; 15 – сильвиев водопровод; II – XII – черепные нервы (по Паркеру, с изменениями и дополнениями)

Головной мозг, в котором интегрирующим центром являются полосатые тела переднего (конечного) мозга, относят к *завропсидному* типу, кроме рептилий, мозг такого типа имеют также птицы. В полушариях переднего мозга рептилий четко дифференцированы обонятельные доли, кроме того, обособляются теменные доли. Прогрессивной особенностью мозга рептилий является появление у них на поверхности полушарий отдельных участков серого вещества – коры, которые представляют собой зачаток вторичного свода, или *неопаллиума*. Однако строение коры рептилий очень примитивно, поэтому ее называют *древней* корой (archicortex).

Крупные полушария конечного мозга прикрывают промежуточный мозг, поэтому сверху его не видно. У рептилий очень хорошо развит теменной орган, строение которого очень напоминает глаз – в нем различаются структуры, сходные с сетчаткой и хрусталиком (рис. 328). Особенно хорошо теменной орган развит у гаттерий, у которых он функционирует в качестве

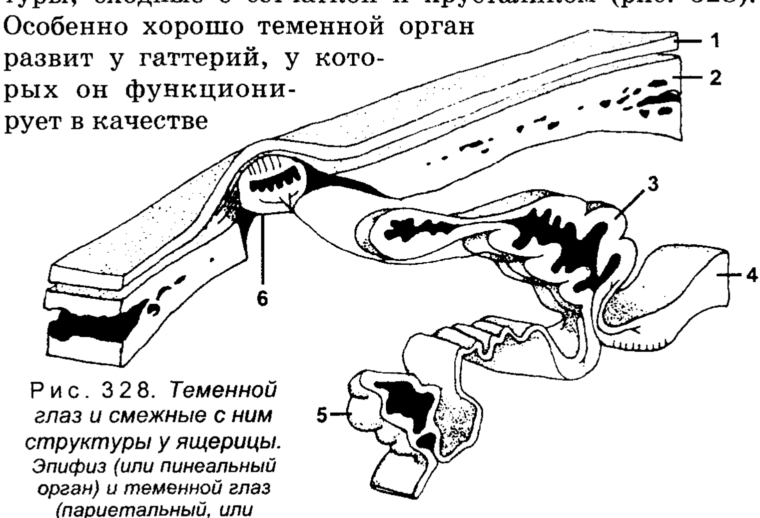


Рис. 328. *Теменной глаз и смежные с ним структуры у ящерицы.*
Эпифиз (или пинеальный орган) и теменной глаз (париетальный, или парапинеальный, орган) представляют собой дорсальные выросты промежуточного мозга, которые в разных группах позвоночных могут формировать глазоподобные структуры. Парафиз также представляет собой дорсальный вырост, но никогда не напоминает глаз. У некоторых ящериц (и у гаттерий) теменной глаз располагается в теменном отверстии черепа и высокодифференцирован: верхняя стенка этого пузыря уподобляется хрусталику, а нижняя – сетчатке. Он соединяется с крышей промежуточного мозга тонким нервом: 1 – кожа; 2 – крыша черепа; 3 – эпифиз; 4 – средний мозг; 5 – парафиз; 6 – теменной глаз (по Вуртману, с изменениями)

третьего глаза, эффективность такого зрения невелика, но с его помощью животное вполне может отличить свет от тьмы. Гипофиз пресмыкающихся состоит из трех долей (напомним, что передняя и средняя – аденогипофиз, задняя – нейрогипофиз), причем задняя доля развита очень хорошо, что связано с более сложной регуляцией водного обмена у рептилий по сравнению с амфибиями и рыбами.

Размеры среднего мозга относительно невелики, поскольку этот отдел не является ведущим. Мозжечок развит значительно лучше, чем у амфибий, поэтому рептилии могут совершать достаточно сложные движения. Продолговатый мозг образует второй изгиб в сагиттальной плоскости, который также имеется у всех остальных амниот (птиц и млекопитающих). Напомним, что первый изгиб расположен в области среднего мозга.

Общая масса головного мозга у рептилий примерно равна массе спинного мозга. Спинной мозг имеет обычное строение, в области отхождения волокон, участвующих в образовании сплетений, образуются утолщения. Как и у амфибий, спинной мозг короче позвоночного столба, поэтому задняя часть спинномозгового канала занята не мозгом, а нервными волокнами и оболочками. Большое значение имеет ретикулярная формация спинного мозга и ствола головного мозга, регулирующая функцию двигательных проводящих путей.

Периферическая нервная система. От головного мозга отходят одиннадцать пар черепных нервов. При этом у рептилий имеется XII пара – подъязычный нерв, который отходит от продолговатого мозга (напомним, что у амфибий соответствующий нерв отходит не от ствола головного мозга, а от спинного мозга, поэтому его нельзя считать черепным нервом). Однако предыдущая – XI пара (добавочный нерв) – соединена с X парой, поэтому общее количество черепных нервов равно одиннадцати.

Спинномозговые нервы образуют характерные для наземных позвоночных сплетения (плечевое и пояснично-крестцовое, или тазовое), волокна которых иннервируют кожу и мышцы конечностей.

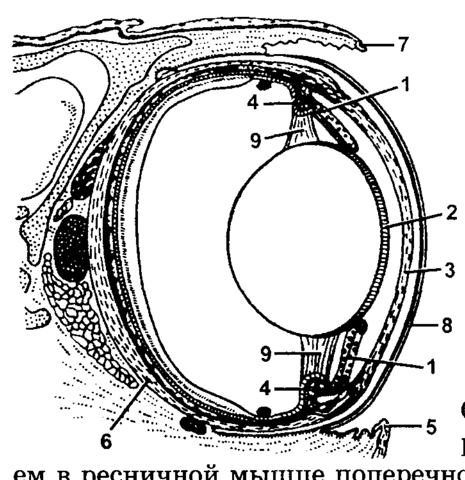


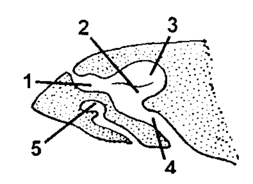
Рис. 329. *Глаз пресмыкающегося (продольный разрез глаза змеи):*
1 – мышцы радужки; 2 – передняя стенка хрусталика; 3 – роговица; 4 – реснитчатое тело с мышцами; 5 – подглазничная чешуя; 6 – склера; 7 – надглазничная чешуя; 8 – сросшиеся веки; 9 – циннова связка

Органы чувств. Орган зрения характеризуется наличием в ресничной мышце поперечнополосатых мышечных волокон, что делает аккомодацию глаза более эффективной, поскольку эта мышца способна не только перемещать хрусталик назад и вперед, но также изменяет его кривизну (напомним, что у рыб аккомодация ограничивается лишь изменением расстояния от хрусталика до сетчатки). В склере глазного яблока имеется кольцо из тонких костных пластинок, а от задней части стенки в заполненную стекловидным телом полость глазного яблока вдается гребешок – вырост, богатый кровеносными сосудами (рис. 329).

В отличие от амфибий, глазные яблоки рептилий не могут втягиваться (напомним, что у земноводных глаза втягиваются при глотании пищи и механически проталкивают ее в пищевод), но способны вращаться с помощью глазодвигательных мышц. Особенно эффектно это получается у хамелеонов, глаза которых не только весьма подвижны, но при этом движутся независимо друг от друга. У большинства рептилий имеются веки (верхнее, нижнее и третье в виде мигательной перепонки), однако у гекконов и змей подвижных век нет (у змей они сращены между собой), поэтому гекконы попросту облизывают время от времени роговицу, а змеи периодически удаляют поверхностный слой сросшихся век во время линьки.

Орган обоняния развит очень хорошо, он более сложен, чем у амфибий. Имеются наружные и

Рис. 330. *Схема строения обонятельного мешка ящерицы:*
1 – преддверие; 2 – дыхательный отдел;
3 – обонятельный отдел; 4 – носоглоточный ход;
5 – якобсонов орган (по Шимкевичу)



внутренние ноздри, сообщающие ротовую полость с внешней средой. В носоглоточном ходе обонятельный отдел отделяется от расположенного ниже дыхательного отдела посредством особого выроста – челюстной раковины, передняя часть хода образует некоторое расширение – преддверие (рис. 330).

У ящериц и змей хорошо развит якобсонов орган, полость которого сообщается с верхней стенкой полости рта специальным каналом. Чтобы задействовать этот орган, ящерица периодически высовывает язык, который контактирует с летучими веществами воздуха и частицами грунта, при этом часть молекул попадает в слюну, покрывающую язык. После этого животное втягивает язык и прижимает его к каналу якобсонова органа, который анализирует химический состав веществ. Таким образом, пресмыкающиеся способны хорошо различать запахи.

Орган слуха, как и у амфибий, состоит из среднего и внутреннего уха, при этом в перепончатом лабиринте обособляется улитка. У некоторых змей между ноздрями и глазами располагаются парные ямки, с помощью которых животное способно различать инфракрасное излучение живой добычи, даже не видя ее. Эффективность органа очень высока, что позволяет улавливать разницу температур до тысячных долей градуса. Змеи, которые обладают таким термолокатором, называются ямкоголовыми (например, гремучие змеи).

Поведение пресмыкающихся намного сложнее, чем амфибий, что связано с более высокой организацией нервной системы, прежде всего, переднего мозга. При этом, наряду с врожденными рефлексами (инстинктами), большое значение приобретает условно-рефлекторная деятельность, которая формируется в течение жизни, она обеспечивает пластичную адаптацию к резким изменениям условий обитания.

Класс Птицы (Aves)

Птицы – весьма своеобразный класс высших позвоночных, освоивших воздушную среду. Внешнее и внутреннее строение птиц во многом подчинено способности к полету. Это, в первую очередь, различные морфологические адаптации, облегчающие массу тела. Кроме того, птицы являются теплокровными животными, у них высоко развита нервная система и выражена забота о потомстве. Класс насчитывает около 8000 видов современных птиц, которые входят в 35 – 40 отрядов.

Внешнее строение. Птицы имеют обтекаемое тело, относительно маленькую, но очень подвижную голову благодаря длинной шее (рис. 331). На челюстях имеется роговой клюв, зубы у всех птиц отсутствуют. Передние конечности видоизменились в крылья и в передвижении по твердому субстрату не участвуют (исключением являются птенцы южноамериканской птицы гоацина, которые имеют на крыльях относительно хорошо

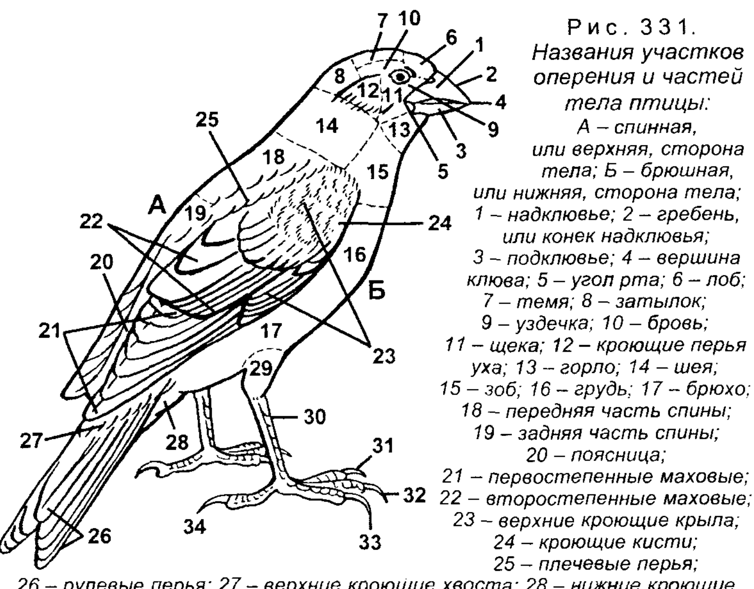


Рис. 331. *Названия участков оперения и частей тела птицы: А – спинная, или верхняя, сторона тела; Б – брюшная, или нижняя, сторона тела; 1 – надклювье; 2 – гребень, или конек надклювья; 3 – подклювье; 4 – вершина клюва; 5 – угол рта; 6 – лоб; 7 – темя; 8 – затылок; 9 – уздечка; 10 – бровь; 11 – щека; 12 – кроющие перья уха; 13 – горло; 14 – шея; 15 – зоб; 16 – грудь; 17 – брюхо; 18 – передняя часть спины; 19 – задняя часть спины; 20 – поясница; 21 – первостепенные маховые; 22 – второстепенные маховые; 23 – верхние кроющие крыла; 24 – кроющие кисти; 25 – плечевые перья; 26 – рулевые перья; 27 – верхние кроющие хвоста; 28 – нижние кроющие хвоста; 29 – голень; 30 – цевка; 31 – внутренний палец; 32 – средний палец; 33 – наружный палец; 34 – задний палец (по Н. Н. Карташеву и соавт.)*

развитые пальцы, позволяющие им цепляться за ветки деревьев). Опору для всего тела образуют только задние конечности, с помощью которых птицы перемещаются по твердому субстрату. Пальцы нижних конечностей снабжены когтями, которые могут иметь значительную длину, особенно у хищных видов. Строение задних конечностей зависит от образа жизни птицы (рис. 332). Хвост птиц сильно редуцирован, но это не бросается в глаза из-за хорошо развитого хвостового оперения, которое может состоять из очень длинных перьев (например, павлин, райские птицы, длиннохвостые попугаи и др.). Часть птиц (например, пингвины, страусы, киви и др.) вторично утратили способность к полету, поэтому туловище у них более тяжеловесное, а крылья относительно маленькие. Все тело птицы, кроме клюва и части нижних конечностей, покрыто перьями (у некоторых видов, например белой совы, белой куропатки и др., нижние конечности полностью оперены).

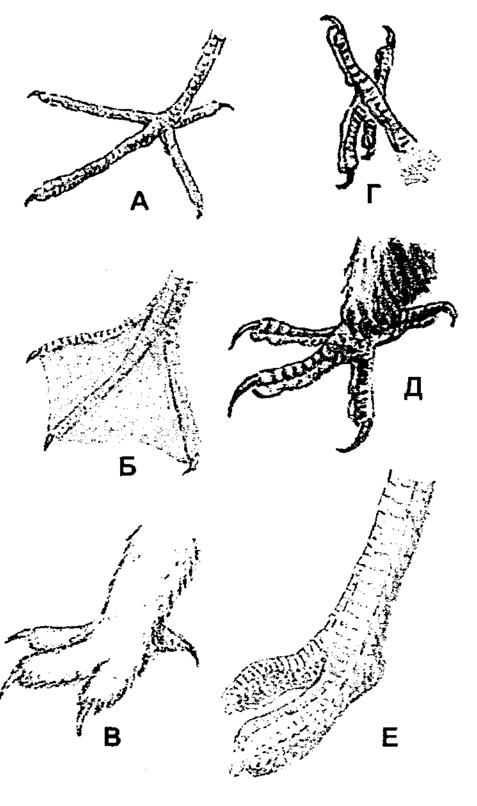


Рис. 332. *Ноги у различных птиц:*
А – длинные пальцы цапли позволяют ей, бродя в воде, не проваливаться в ил; Б – перепонки между пальцами у уток помогают им легко плыть; В – оперенная лапа куропатки удерживает ее на рыхлом снегу; Г – лапа дятла с противонаправленными пальцами держит его на вертикальном стволе дерева; Д – лапа орла с когтями, обращёнными друг к другу под прямым углом, хорошо схватывает добычу; Е – уникальная двупалая лапа африканского страуса приспособлена для быстрого бега

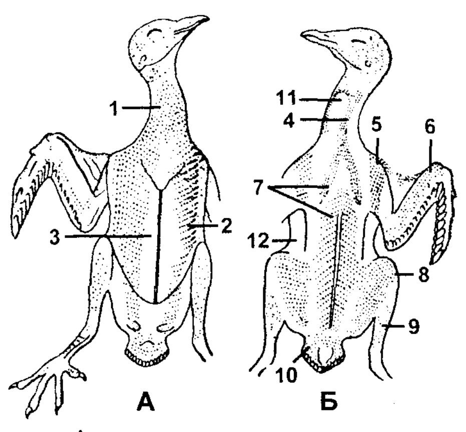


Рис. 333. *Птерилии и аптерии голубя с брюшной (А) и спинной (Б) сторон:* 1 – шейная птерилия; 2 – брюшная птерилия; 3 – брюшная аптерия; 4 – шейная птерилия; 5 – плечевая птерилия; 6 – крыловая птерилия; 7 – спинная птерилия; 8 – бедренная птерилия; 9 – голенная птерилия; 10 – хвостовая птерилия; 11 – шейная аптерия; 12 – боковая аптерия (по Паркеру, с дополнениями С.П.Наумова)

Анатомия птиц во многом способствует полету. *Кожные покровы*. Кожа тонкая почти без желез, исключением является копчиковая железа, выделяющая жирный секрет, который делает перья водонепроницаемыми, поэтому она лучше всего развита у водоплавающих птиц. У некоторых видов (например, дроф) копчиковая железа не развита, поэтому их перья легко намокают.

Производными эпидермиса кожи являются роговой клюв, когти, и конечно же – перья, которые имеются только у птиц. Лишь у немногих видов (в основном, нелетающих птиц) перья равномерно покрывают всю поверхность кожи, у громадного большинства перья располагаются только на определенных участках кожи – *птерилиях* и отсутствуют на других участках – *аптериях* (рис. 333).

Выделяют несколько типов перьев, различающихся между собой по строению и функциям. Более других бросаются в глаза самые крупные – контурные перья, которые при этом являются и наиболее сложными (рис. 334). Осевую основу такого пера образует упругий стержень, который начинается под кожей полым цилиндрическим *очином*, а над кожей переходит в более длинную часть – *ствол*. Погруженная в кожу вершина очина открывается отверстием, через которое осуществляется кровоснабжение растущего пера, остатки этих сосудов сохраняются в полости очина в виде дужки. Сам очин окружен эпидермальными клетками перьевой сумки, несмотря на то, что он располагается в толще кориума.

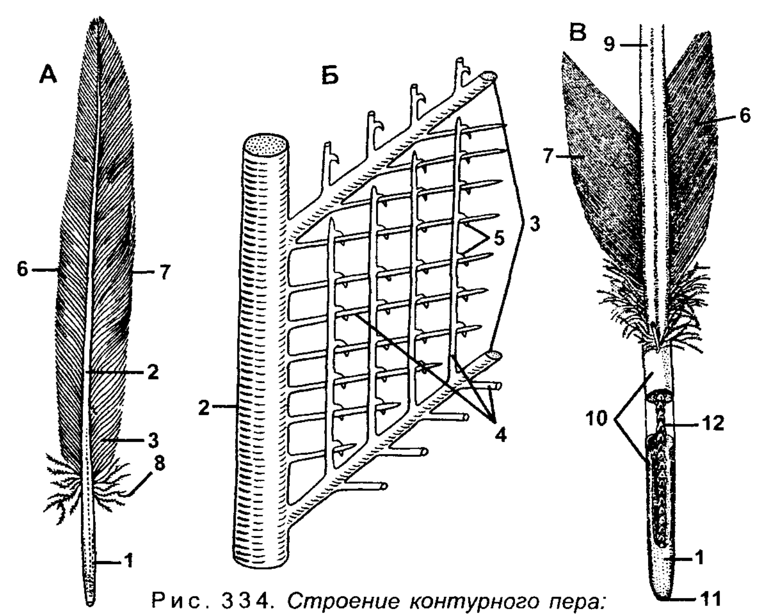


Рис. 334. *Строение контурного пера:*
А – общий вид; Б – схема строения опахала (сильно увеличено); В – очин вскрыт, чтобы показать дужку пера; 1 – очин; 2 – стержень; 3 – бородки; 4 – бородочки; 5 – крючочки; 6 – наружное опахало; 7 – внутреннее опахало; 8 – пуховая часть опахала; 9 – стержень; 10 – ствол; 11 – отверстие очина; 12 – дужка пера (по Н. Н. Карташеву и соавт., с дополнениями)

Вдоль ствола пера по обе его стороны располагаются *опахала*, при этом часто одно из них шире другого. Каждое опахало образовано многочисленными боковыми пластинками, отходящими от ствола, – бородками I порядка. По обе стороны этих бородок отходят более мелкие бородки II порядка, которые снабжены микроскопическими крючочками (см. рис. 334-Б). Соседние бородки прочно сцепляются друг с другом крючочками, формируя тонкую, но прочную пластинку опахала, которая в полете не пропускает воздух. При механических ударах эластичные бородки сгибаются и тем самым сглаживают удар, но сцепление бородок при этом может нарушиться – на опахалах образуются разрывы. Однако птица клювом легко восстанавливает целостность опахала, поэтому летающие птицы так много времени уделяют своему «туалету», в ходе которого не только «чистят перышки», но и в прямом смысле этого слова чинят их. Элементы зрелого пера образованы из ороговевших эпидермальных клеток.

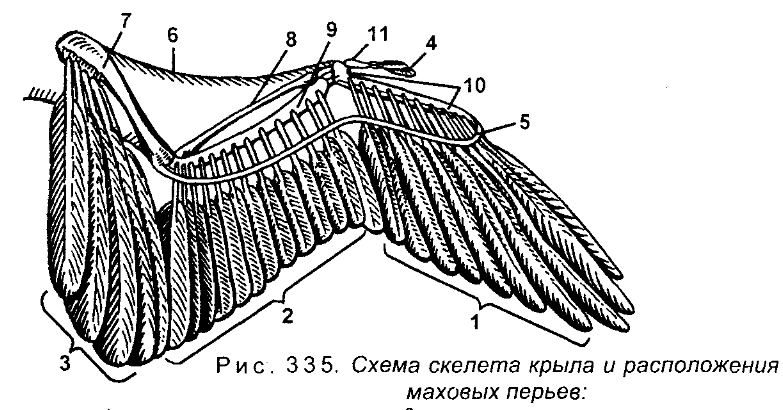


Рис. 335. *Схема скелета крыла и расположения маховых перьев:*
1 – первостепенные маховые; 2 – второстепенные маховые; 3 – третьестепенные маховые; 4 – крылышко; 5 – связка, укрепляющая основания маховых перьев; 6 – кожистая летательная перепонка; 7 – плечо; 8 – лучевая кость; 9 – локтевая кость; 10 – кисть; 11 – фаланга I пальца (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

На контурные перья приходится большая часть оперения птицы, они определяют обтекаемость тела в полете, защищают тело от механических повреждений и смачивания водой, а также участвуют в терморегуляции. В зависимости от расположения на теле различают несколько типов контурных перьев: *маховые* перья, формирующие лопасть крыла, располагаются по заднему краю крыла (их делят на маховые перья I порядка, или первостепенные, – расположенные на кисти, и маховые перья II порядка, или второстепенные, – расположенные на предплечье); перья, расположенные на рудиментарном остатке I пальца, образуют *крылышко* (рис. 335); *верхние кроющие крыла* – перья, расположенные на крыле перед маховыми; *рулевые* перья – самые длинные перья хвоста; *надхвостье* – перья верхней части хвоста и т.д.

Контурные перья обеспечивают саму возможность полета птицы. Маховые перья обычно имеют относительно узкие наружные и более широкие внутренние опахала. Черепицеобразно налагаясь друг на друга, эти перья формируют сплошную плоскость. При опускании крыла над его верхней поверхностью образуется разреженное воздушное пространство, которое поднимает

тело птицы вверх. Когда крыло поднимается, основания перьев несколько поворачиваются вокруг своей оси под напором воздушного потока сверху, при этом образуются щели, которые пропускают эти потоки. Птица может регулировать режим полета, изменяя степень раскрытия крыла, тем самым определяя его функциональную площадь. Перья хвоста позволяют изменять направление полета и эффективно маневрировать в воздухе, при этом некоторые виды птиц демонстрируют настоящее виртуозное мастерство (например, фрегаты). При посадке рулевые перья обеспечивают плавное торможение.

Пуховые перья имеют тонкий стержень, но лишены бородок II порядка, из-за чего не образуют пластинки опахал (рис. 336). У некоторых пуховых перьев стержень сильно укорочен, и все бородки отходят от его вершины одним пучком, такие перья именуют *собственно пуховыми* (см. рис. 336-В). Пуховые перья задерживают вокруг себя воздух, поэтому основная их функция – теплозащитная.

Нитевидные перья вообще лишены бородок (или они очень малочисленны), обычно они располагаются среди пуховых перьев и выполняют осязательную функцию. У многих птиц (например, насекомоядных или ночных) в углах рта имеются перья, видоизмененные

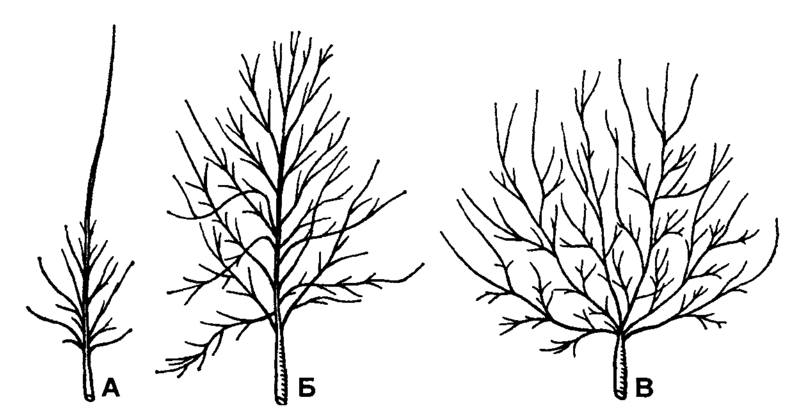


Рис. 336. *Специализированные типы пера: А – нитевидное перо; Б – пуховое перо; В – собственно пуховое перо (по Н. Н. Карташеву и соавт.)*

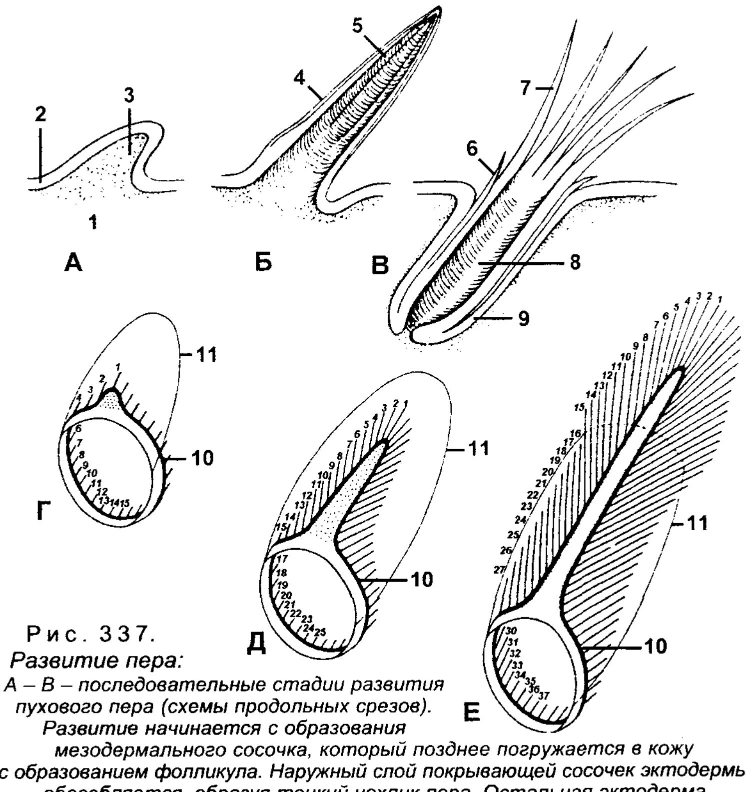


Рис. 337.
Развитие пера:
А – В – последовательные стадии развития пухового пера (схемы продольных срезов). Развитие начинается с образования мезодермального сосочка, который позднее погружается в кожу с образованием фолликула. Наружный слой покрывающей сосочек эктодермы обособляется, образуя тонкий чехлик пера. Остальная эктодерма образует в проксимальной своей части полую трубку, которая превращается в очин. В дистальной части эта энтодерма делится на множество параллельных столбиков, которые превращаются в бородки, освобождающиеся после разрыва чехлика; 1– дерма; 2 – эпидермис; 3 – сосочек; 4 – чехлик; 5 – бородки, развивающиеся внутри чехлика; 6 – чехлик (разорвавшийся); 7 – бородки; 8 – полость очина; 9 – фолликул; Г – Е – Схемы, иллюстрирующие развитие замещающего контурного пера; в основном оно развивается так же, как пуховое перо. Рост пера начинается у базального эктодермального воротничка (10), из которого, как и в случае пухового пера, развиваются параллельные столбики внутри перьевого чехлика (11). Один особенно мощный вырост (покрыт точками) превращается в стержень; параллельные столбики последовательно (как показано нумерацией) перемещаются к нему, превращаясь в бородки (А – В – по А. Ромеру и соавт., Г – Е по Лилли)

в более жесткие *щетинки*. Пуховые и нитевидные перья имеются только у килевых птиц. У насекомоядных птиц такие щетинки увеличивают размер ротового отверстия, способствуя ловле насекомых.

Развитие пера начинается с образования эпидермального бугорка, в который снизу врастает участок кориума – будущий сосочек (рис. 337). Затем бугорок погружается в кориум, а сам бугорок разрастается назад. Из эпидермальных клеток образуются начальные элементы пера и его поверхностный слой – чехлик. Внутри чехлика происходит структурная дифференцировка пера, при этом вначале формируются бородки I порядка, а из них – бородки II порядка.

Относительная масса перьев довольно значительна, у некоторых видов вес перьев более чем в 10 раз превышает вес скелета.

Перьевой покров регулярно обновляется, при этом перья могут замещаться постепенно или в ходе линек. У разных видов количество линек в течение года может быть разным, перьевой покров может меняться сезонно (при этом зимой перьев значительно больше, чем летом, например, у чижа летом около 1500 перьев, а зимой – около 2400), при размножении (чаще всего при этом оперение самцов становится очень ярким и привлекательным, чтобы произвести впечатление на самок) или в силу других причин. Часто линька сопровождается ухудшением летных качеств птицы, некоторые виды при этом меняют перья настолько быстро, что вообще временно теряют способность к полету. Естественно, в этот период птицы становятся беспомощными и поэтому стремятся укрыться в труднодоступных для хищников местах. Так поступают, например, гуси, лебеди, некоторые утки и др., часто при этом сбиваясь в большие стаи.

Перья птиц часто содержат пигмент, благодаря чему становятся очень яркими. Основная цель этого – участие в брачных ритуалах, поэтому чаще всего выделяются самцы, однако у некоторых водоплавающих птиц все наоборот – ярко окрашены самки, а оперение самцов значительно скромней, потому что именно они в последующем высиживают яйца. Пигменты позволяют оперению слиться с окружающим фоном, поэтому полярные птицы обычно имеют зимой белую окраску, чтобы не быть заметными на фоне снега, летняя окраска оперения обычно пестрая.

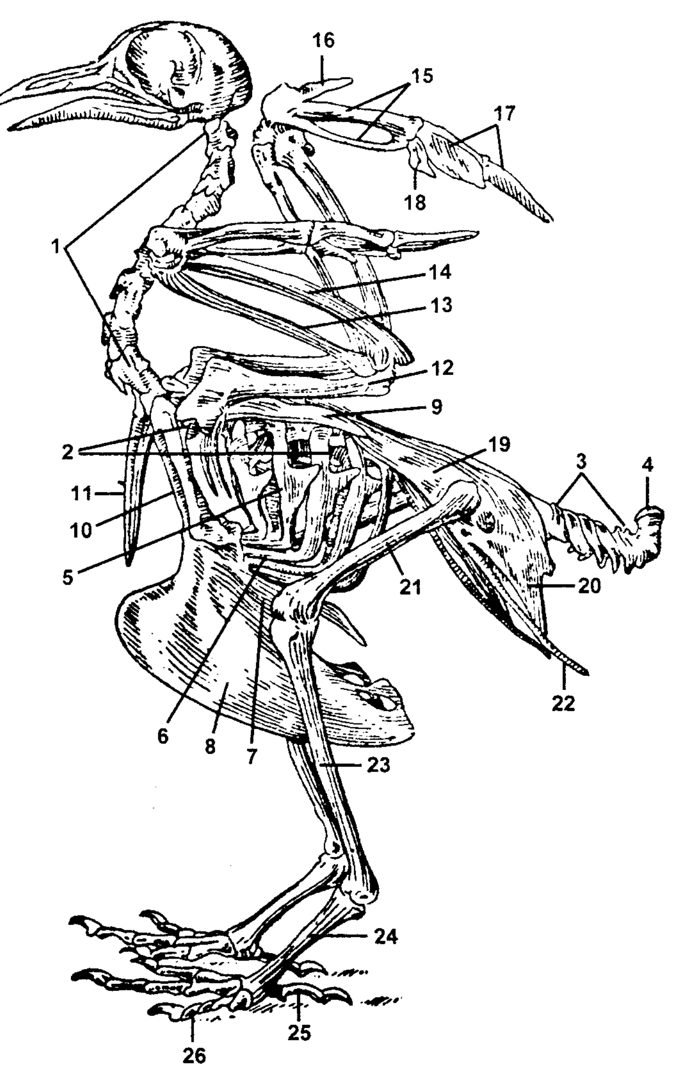


Рис. 338. *Скелет голубя:*
1 – шейные позвонки; 2 – грудные позвонки; 3 – хвостовые позвонки; 4 – копчиковая кость; 5 – спинная часть ребра с крючковидным отростком; 6 – брюшная часть ребра; 7 – грудина; 8 – киль грудины; 9 – лопатка; 10 – коракоид; 11 – ключица; 12 – плечо; 13 – лучевая кость; 14 – локтевая кость; 15 – пясть; 76 – II палец; 17 – III палец; 18 – IV палец; 19 – подвздошная кость; 20 – седалищная кость; 21 – лобная кость; 22 – бедро; 23 – голень; 24 – цевка; 25 – I палец; 26 – IV палец (по С. П. Наумову)

Скелет птиц отличается прочностью и легкостью костей (поскольку они содержат много воздуха), что весьма важно для полета. Однако относительная масса скелета птиц сопоставима с таковой млекопитающих, подавляющее большинство которых не летает, – около 8 – 18% от массы тела. Это объясняется тем, что кости конечностей птиц имеют гораздо большую длину, чем у млекопитающих (рис. 338).

Осевой скелет характеризуется сращиванием костей в жесткие комплексы. Позвоночный столб состоит из гетероцельных позвонков, у которых торцевые поверхности тел имеют седловидные сочленовные поверхности, что обеспечивает высокоподвижное соединение свободных (т.е. несросшихся) позвонков. Изначально позвоночный столб включает в себя шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы.

Шейный отдел позвоночника птиц развит лучше, чем у всех остальных позвоночных. Число позвонков широко варьирует у разных видов, так, например, у попугаев их только 11, тогда как у лебедей – 23 – 25. Это делает шею (следовательно, и голову) очень подвижной. В частности, любой птице не составит труда повернуть голову на 180°, а совы (у которых глаза настолько велики, что глазодвигательные мышцы не помещаются в орбитах, поэтому глаза не могут двигаться – птица вынуждена поворачивать всю голову) могут вообще совершить почти целый оборот, развернув голову на 270°! Для сравнения – человеку не стоит пытаться повернуть голову более чем на 90° во избежание серьезнейших травм.

Как и у всех высших позвоночных, первые два шейных позвонка птиц отличаются от других, образуя атланто-осевой комплекс, благодаря которому голова может поворачиваться вокруг продольной оси тела. Подобно рептилиям, череп у птиц сочленяется с атлантом посредством одного затылочного мыщелка (напомним, что у земноводных череп соединяется с единственным шейным позвонком двумя мыщелками). Рудиментарные ребра присоединяются к шейным позвонкам в двух местах: головки соединяются с телом, а бугорок на шейке – с поперечным отростком. В результате этого

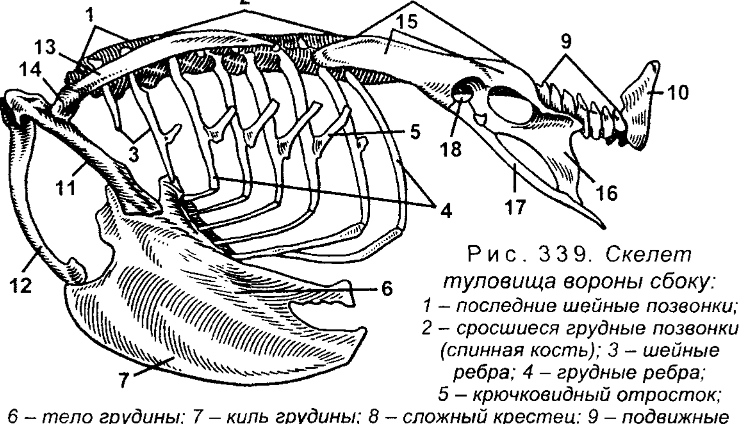


Рис. 339. *Скелет туловища вороны сбоку:*
1 – последние шейные позвонки; 2 – сросшиеся грудные позвонки (спинная кость); 3 – шейные ребра; 4 – грудные ребра; 5 – крючковидный отросток; 6 – тело грудины; 7 – киль грудины; 8 – сложный крестец; 9 – подвижные хвостовые позвонки; 10 – пигостиль; 11 – коракоид; 12 – вилочка; 13 – лопатка; 14 – суставная впадина для головки плеча; 15 – подвздошная кость; 16 – седалищная кость; 17 – лобковая кость; 18 – вертлужная впадина для сочленения с головкой бедра (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

по бокам шейных позвонков образуются характерные для них отверстия, через которые вдоль всей шеи проходят позвоночная артерия, а вместе с ней шейный симпатический нерв. Такая защита сосудисто-нервного пучка очень полезна, поскольку предотвращается их повреждение в очень длинной и подвижной шее птицы.

Число грудных позвонков у разных видов варьирует от 3 до 10, у большинства птиц они срастаются между собой, образуя спинную кость (рис. 339). К каждому грудному позвонку присоединяется пара ребер, которые у птиц состоят из двух частей – спинной и брюшной, подвижно между собой сочлененных. Снизу ребра соединяются с грудиной. Такое строение грудной клетки дает птицам очевидные преимущества, поскольку появляется возможность приближать или удалять грудину от позвоночного столба в процессе дыхания. У килевых птиц грудина несет широкую костную пластинку – киль, служащий местом прикрепления мощных грудных мышц, которые обеспечивают опускание крыла в полете. У нелетающих птиц (кроме пингвинов) киль отсутствует.

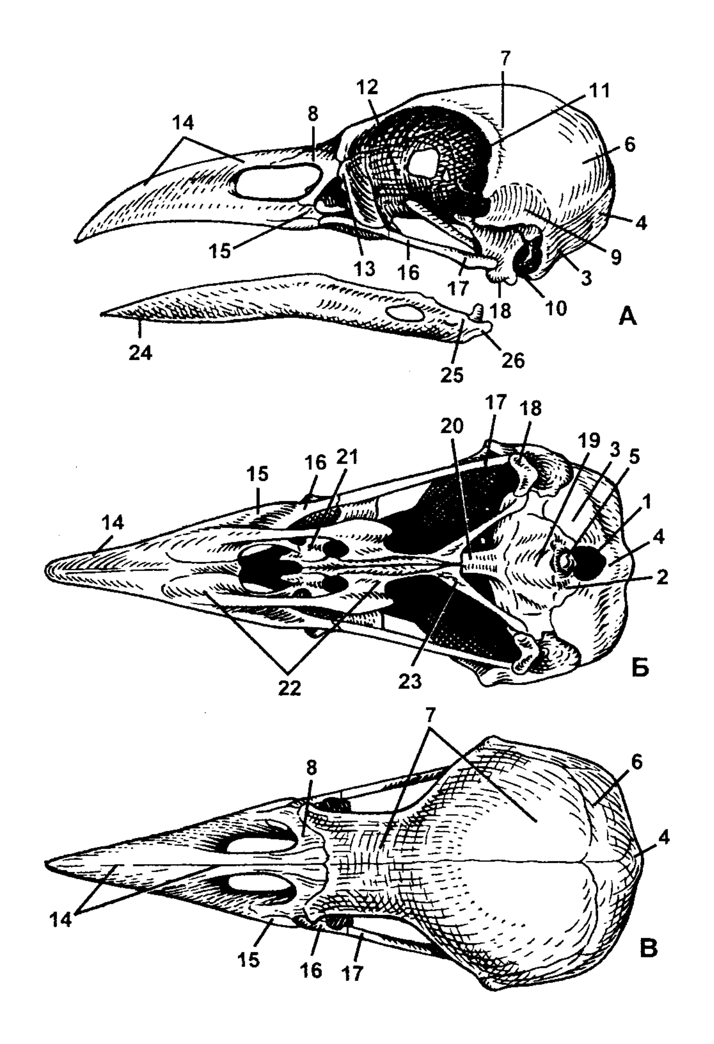


Рис. 340. *Череп вороны:*

А – сбоку; Б – снизу; В – сверху; 1 – большое затылочное отверстие; 2 – основная затылочная кость; 3 – боковая затылочная кость; 4 – верхняя затылочная кость; 5 – затылочный мыщелок; 6 – теменная кость; 7 – лобная кость; 8 – носовая кость; 9 – чешуйчатая кость; 10 – наружный слуховой проход; 11 – боковая клиновидная кость; 12 – средняя обонятельная кость; 13 – предлобная кость; 14 – предчелюстная кость; 15 – верхнечелюстная кость; 16 – скуловая кость; 17 – квадратно-скуловая кость; 18 – квадратная кость; 19 – основная височная кость; 20 – клювовидный отросток парасфеноида; 21 – сошник; 22 – нёбная кость; 23 – крыловидная кость; 24 – зубная кость; 25 – сочленовная кость; 26 – угловая кость (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

Все поясничные (количество разное, например, у голубя их шесть), крестцовые (их два) и часть ближайших хвостовых позвонков (три – восемь) сливаются между собой, образуя характерный для птиц *сложный крестец* (рис. 340), который неподвижно соединяется с последним грудным позвонком. В результате образуется единое костное образование, обеспечивающее надежную защиту внутренних органов, и, кроме того, создает жесткую опору для задних конечностей.

У разных видов птиц остается пять – девять свободных хвостовых позвонков, при этом последние из них сливаются, образуя вертикальную костную пластинку – *копчиковую кость*, или *пигостиль*, к которому по бокам прикрепляются рулевые перья хвоста. Укорочение хвостового отдела облегчает тело птицы и повышает его компактность, что важно для аэродинамических характеристик в полете.

Череп птиц отличается большим объемом мозгового черепа, крупными глазницами. Образующие его кости очень тонкие, поэтому они не могут соединяться посредством швов, а просто срастаются между собой, из-за чего череп становится очень легким и прочным. Отсутствие зубов также уменьшает вес черепа.

Затылочный отдел черепной коробки, подобно черепу пресмыкающихся, состоит из четырех костей (две боковые, основная и верхняя), ограничивающих затылочное отверстие, которое у птиц заметно смещено вниз. Боковые и основная затылочные кости образуют затылочный мыщелок. В состав крыши входят парные теменные кости, расположенные впереди верхней и боковых затылочных костей, лобные (образуют крышу над глазницами и переднюю стенку мозгового черепа) кости, кроме того, парные чешуйчатые кости участвуют в образовании крыши и боковых стенок черепа. Чешуйчатые кости прикрывают ушные кости (их закладывается три, но у взрослых особей они срастаются в одну кость, вмещающую среднее и внутреннее ухо), из-за чего они не видны снаружи. Верхняя височная дуга у птиц не образуется.

Основание черепа птиц образуют несколько костей: основная клиновидная кость небольших размеров

(лежит перед основной затылочной костью), которая прикрыта основной височной костью (производной парасфеноида), переднеклиновидная, нёбная и крыловидная кости. Спереди находится сошник, по его бокам располагаются внутренние отверстия ноздрей – хоаны.

Стенки глазниц образуют: лобные кости (верхние и задние стенки), боковые клиновидные кости (образуют заднюю стенку глазницы и переднюю стенку мозговой коробки), среднюю обонятельную кость (непарная, образует тонкую межглазничную перегородку), предлобные кости (передние стенки). У птиц между глазницами мозг не находится, поэтому его относят к *тропибазальному типу*.

Носовой отдел сзади и сверху образован парными носовыми костями, причем верхний отросток этих костей ограничивает носовое отверстие сверху, а челюстной отросток – сзади. Сверху и спереди носовое отверстие ограничивают лобные отростки предчелюстных костей. Снизу носовое отверстие ограничено верхнечелюстными костями.

Верхнюю челюсть образуют, в основном, сросшиеся межчелюстные кости, верхний отросток (образует выпуклую вершину клюва) которых срастается с носовыми костями, а боковые (образуют края клюва) – с верхнечелюстными костями. Сзади от каждой верхнечелюстной кости отходит костная перекладина, которую образуют две сросшиеся кости: скуловая и квадратно-скуловая, последняя присоединяется к квадратной кости. Так образуется характерная для птиц нижняя скуловая дуга. Поэтому череп у птиц диапсидного типа, но с редуцированной верхней дугой.

Нижнюю челюсть формируют хондральная сочленовная кость, производная меккелева хряща и накладные кости: зубная, пластинчатая, угловая и венечная. Челюстной сустав между квадратной и сочленовной костями соединяет верхнюю и нижнюю челюсти.

Вторичное нёбо у большинства птиц отсутствует, костное дно надклювья образуют нёбные отростки предчелюстных и верхнечелюстных костей, сросшиеся с парными удлиненными нёбными костями. Задние концы

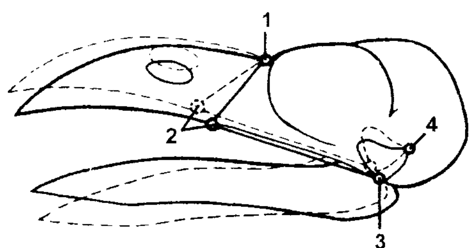


Рис. 341. *Схема кинетизма черепа птиц:*
1 – гибкая зона надклювья; 2 – соединение надклювья с нёбным аппаратом; 3 – челюстной сустав; 4 – квадратно-черепной сустав (по С. И. Левушкину и соавт.)

нёбных костей налегают на клювовидный отросток парасфеноида, причем в этом месте нёбные кости подвижно соединяются с парными крыловидными костями, задние концы которых также подвижно (суставом) соединяются с квадратными костями.

Такое строение твердого нёба очень важно для подвижности клюва. При сокращении специальной группы мышц вперед сдвигается система костей (нёбная – крыловидная и квадратно-скуловая – скуловая), оказывая давление на основание надклювья (рис. 341). При этом квадратная кость, двигаясь вперед, толкает вперед крыловидные и нёбные кости, которые в месте своего сочленения скользят по упомянутому клювовидному отростку парасфеноида (напомним, что нёбные кости налегают на этот отросток). Кроме того, квадратная кость сдвигает вперед квадратно-скуловую и скуловую кости. В результате этого надклювье приподнимается, поскольку в основании надклювья кости у птиц очень тонкие (у некоторых видов там имеется хрящевая перемычка или даже настоящий сустав). Такой кинетизм черепа обеспечивает многообразные дифференцированные движения клюва.

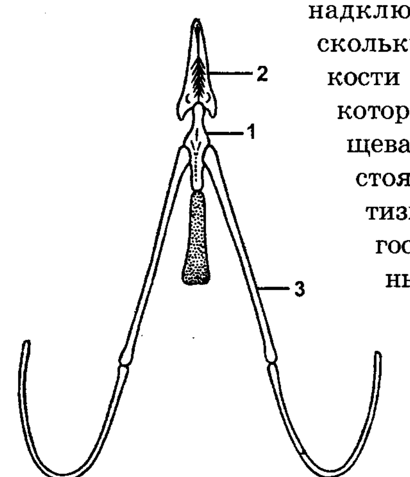


Рис. 342. *Подъязычный аппарат вороны:*
1 – тело; 2 – его передний отросток, служащий основанием языка; 3 – рожки (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

Подъязычный аппарат птиц развивается из остатков подъязычной и жаберных дуг, он состоит из длинной пластинки и пары длинных рожек, гомологичных первой паре жаберных дуг (рис. 342). Очень длинные рожки подвижного подъязычного аппарата позволяют многим птицам далеко выдвигать вперед язык (например, дятлам), способствуя захвату пищи. Гиомандибуляре (подвесок), как и у ранее описанных четвероногих позвоночных, функционирует в качестве слуховой косточки (стремечка) среднего уха.

Добавочный скелет птиц также имеет ряд особенностей, способствующих полету. Плечевой пояс образован парными костями: лопаткой, коракоидом и ключицей. Длинная саблевидно изогнутая лопатка лежит поверх грудной клетки и способна подвижно перемещаться над ребрами, не стесняя при этом движения крыла. Хорошо развитый мощный коракоид нижним концом опирается на грудину и образует с ней малоподвижный сустав, а верхним соединяется с лопаткой, формируя совместно глубокую впадину для плечевого сустава. Обе ключицы срастаются в непарную вилочку (дужку), концы которой соединяются с передними концами коракоидов, препятствуя тем самым их сближению и сглаживая толчки при взмахах крыльев в полете. Таким образом, плечевой пояс создает надежную опору для крыла и в то же время сохраняет эластичность.

Свободная передняя конечность птицы видоизменилась в крыло, поэтому ее скелет очень своеобразен, несмотря на то, что состоит из типичных для пятипалой конечности отделов (рис. 343). Плечо образовано

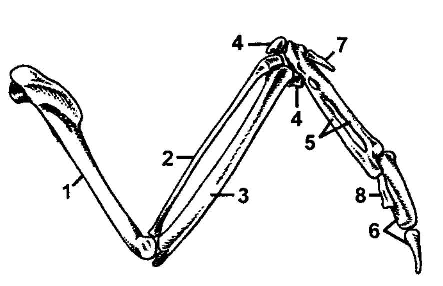


Рис. 343. *Скелет крыла вороны:*
1 – плечевая кость; 2 – лучевая кость; 3 – локтевая кость; 4 – самостоятельные косточки запястья; 5 – пряжка (слившиеся косточки запястья и пясти); 6 – фаланги II пальца; 7 – единственная фаланга I пальца; 8 – единственная фаланга III пальца (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

длинной и прочной плечевой костью, предплечье – мощной локтевой и более тонкой лучевой, тогда как кисть сильно отличается от других наземных позвоночных. В проксимальном ряду сохраняются только две косточки, которые посредством связок малоподвижно соединяются с костями предплечья. Дистальный ряд запястья срастается с костями пясти, совместно образуя две удлиненные кости, которые срастаются обоими свободными концами (проксимальными и дистальными), поэтому их также называют пястно-запястной костью, или пряжкой. Между обоими рядами костей запястья образуется подвижный межзапястный (интеркарпальный) сустав.

Значительно редуцируются пальцы, из которых сохраняются только три: II, III и IV, при этом II палец имеет только одну проксимальную фалангу (к ней прикрепляются перья, образующие крылышко), III – две фаланги, IV – одну фалангу.

Соединение звеньев крыла позволяет им двигаться только в одной плоскости – плоскости крыла, иными словами, птица может только складывать и расправлять крыло (на это обстоятельство следует обратить внимание создателям мультфильмов и другой развлекательной продукции, где птицы манипулируют своими конечностями на манер людей).

Тазовый пояс образован парными подвздошными, седалищными и лобковыми костями, которые с каждой стороны срастаются между собой, образуя тазовые кости. Длинная подвздошная кость каждого из таких костных комплексов по всей длине срастается со сложным крестцом, что обеспечивает надежную опору для задних конечностей, которые несут на себе всю массу тела птицы вне полета. Седалищная кость также имеет значительные размеры, а палочковидная лобковая кость невелика и направлена назад. Как и у всех наземных позвоночных, все три кости образуют вертлужную впадину, с которой сочленяется головка бедренной кости.

Главная особенность тазового пояса птиц состоит в том, что лобковые кости обеих тазовых костей между собой не срастаются, оставляя впереди открытое пространство, что чрезвычайно важно для птиц, поскольку

Рис. 344. *Скелет задней конечности вороны:*
1 – бедренная кость; 2 – коленная чашечка;
3 – голено-предплюсна (тибио-тарсус); 4 – малая берцовая кость; 5 – цевка (слившиеся кости предплюсны и плюсны);
6 – интертарзальный сустав; 7 – фаланги пальцев;
I – IV – пальцы (по Н.Н. Карташеву и соавт.)

позволяет проходить крупным яйцам (например, у киви относительная масса яйца может достигать 1/5 от общего веса птицы!), покрытым жесткой скорлупой. Такой тип строения таза называется *открытым*. Считается, что открытый таз полезен не только самкам (по понятным причинам), но и самцам, поскольку увеличившаяся при этом подвижность стенки полости тела способствует усилению дыхательных движений птицы. Исключением являются африканские страусы, у которых лобковые кости срастаются между собой и таз становится закрытым.

Скелет свободной задней конечности состоит из бедра, голени и стопы (рис. 344). Мощная трубчатая бедренная кость образует тазобедренный сустав с вертлужной впадиной тазовой кости. В коленном суставе имеется сесамовидная кость – надколенник, или коленная чашечка. Голень имеет сложное строение – она образована сросшимися большой и малой берцовыми костями (рудиментарная малая берцовая прирастает к мощной большой берцовой), к которым прирастает дистальный ряд костей предплюсны (две кости), в результате образуется костный комплекс – голено-предплюсна (тибио-тарсус). Дистальный ряд костей предплюсны сливается с костями плюсны, образуя свойственную птицам длинную кость – *цевку*, или *плюсно-предплюсну*. С дистальным концом цевки сочленяются проксимальные фаланги пальцев, при этом количество пальцев у птиц варьирует, например, большинство птиц имеют на нижних

конечностях по четыре пальца, казуары – три, а африканский страус – по два (единственный случай среди птиц).

Мышечная система птиц более дифференцированна, чем у рептилий. Особенно хорошо развиты мышцы конечностей, при этом в передней конечности – крыле – целиком находятся очень мало мышц. Там, в основном, располагаются только сухожилия, которые прикрепляются к костям свободной конечности, а сами мышцы вынесены из крыла и начинаются на костях туловища. Наиболее хорошо развита мышца, опускающая крыло, – грудная мышца, которая является самой крупной у килевых птиц (ее масса достигает 20% от массы тела), что вполне объяснимо, поскольку для того, чтобы с большой силой опустить крыло в полете, требуется значительно больше усилий, чем для того, чтобы это крыло поднять (крыло поднимают подключичные мышцы, расположенные под грудными). Напомним, что именно быстрое опускание крыла создает над ним разреженное воздушное пространство, которое обеспечивает подъемную силу для птицы. Для прикрепления огромных грудных мышц обычных для позвоночных костных структур туловища оказывается недостаточным, поэтому у летающих птиц и пингвинов имеется крупный вырост грудины – киль, который мы уже упоминали выше при описании скелета.

Весьма значительно развита мускулатура задних конечностей, где насчитывается до 35 мышц. Летающим птицам особенно важно надежно цепляться пальцами за ветки. У некоторых видов для этого имеется очень длинная *обходящая мышца*, которая начинается на костях таза, проходит вдоль бедра через колено к голени, где соединяется с другой мышцей – сгибателем пальцев. Когда птица садится на ветку и сгибает конечность в коленном суставе, автоматически натягивается обходящая мышца, которая, в свою очередь, натягивает сгибатель пальцев. В результате пальцы с большой силой обхватывают ветвь. Соответственно, во время сна птица также сгибает коленный сустав (например, под силой собственной массы), что приводит в действие описанный выше механизм. Это наглядно объясняет, почему птицы во сне не падают с веток.

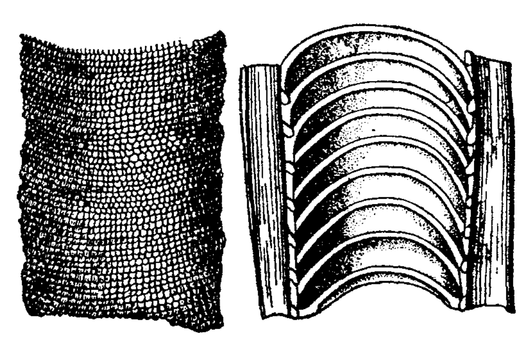


Рис. 345. *Приспособления, удерживающие пальцы птиц согнутыми: слева – нижняя поверхность сухожилия глубокого сгибателя пальцев, справа – нижняя часть влагалища глубокого сгибателя пальцев с поперечными насечками (вид изнутри) (по Гессе)*

Совсем иначе эту проблему решают другие птицы, например воробьиные. У них сухожилие мышцы *глубокого сгибателя пальцев* имеет шероховатую нижнюю поверхность и находится в фиброзном влагалище, внутренняя поверхность которого покрыта поперечными гребнями (рис. 345). Когда птица садится на ветку, глубокий сгибатель пальцев напрягается, при этом шероховатое сухожилие прочно фиксируется ребрами фиброзного влагалища, поэтому пальцы плотно обхватывают ветку и не разжимаются. Такое одностороннее движение сухожилия во влагалище не требует постоянного напряжения мышц, что позволяет экономить силы и энергию.

Особенно хорошо мускулатура задних конечностей развита у бескилевых птиц (страусов и киви), которые перемещаются исключительно с их помощью. Сила этих мышц очень велика, например, африканский страус пинком ноги может легко убить человека и даже нанести серьезное повреждение льву.

У птиц хорошо развита подкожная мускулатура, за счет которой птица может поднимать перья, например когда холодно (птица при этом «нахохливается»).

Пищеварительная система имеет типичное для высших позвоночных строение, однако ей присущи некоторые особенности, которые, в основном, связаны с приспособлением к полету (рис. 346). Как мы уже отмечали, у птиц отсутствуют зубы, что в значительной мере уменьшает массу тела. Однако *у них имеется легкий и прочный роговой клюв*, состоящий из верхней части — надклювья и нижней – подклювья. Особенности

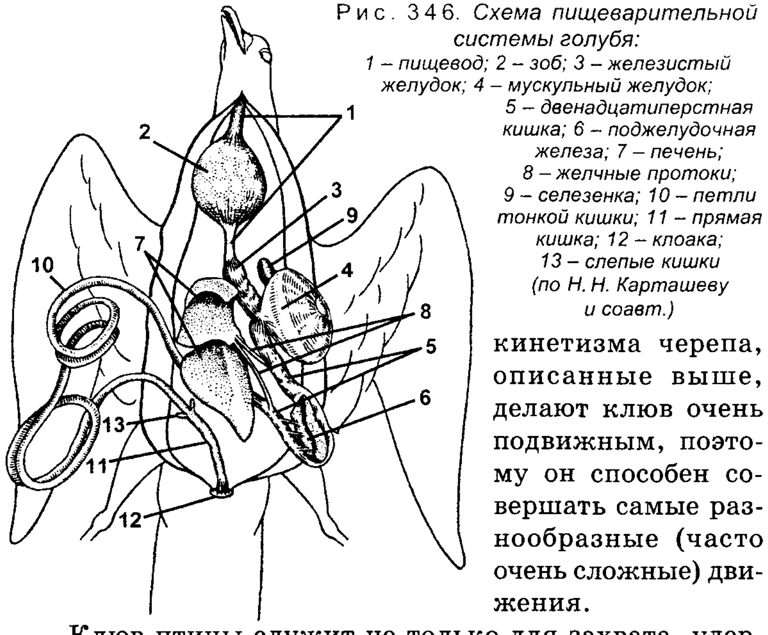


Рис. 346. *Схема пищеварительной системы голубя:*
1 – пищевод; 2 – зоб; 3 – железистый желудок; 4 – мускульный желудок; 5 – двенадцатиперстная кишка; 6 – поджелудочная железа; 7 – печень; 8 – желчные протоки; 9 – селезенка; 10 – петли тонкой кишки; 11 – прямая кишка; 12 – клоака; 13 – слепые кишки (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

кинетизма черепа, описанные выше, делают клюв очень подвижным, поэтому он способен совершать самые разнообразные (часто очень сложные) движения.

Клюв птицы служит не только для захвата, удержания и измельчения пищи, но и выполняет множество других функций. Например, с помощью клюва птица приводит оперение в порядок (чистит, чинит поврежденные перья, укладывает их, наносит секрет копчиковой железы). Клюв – грозное оружие в драках с сородичами, нападении и при отражении агрессии врага (например, какаду без труда перекусывает стальную проволоку толщиной более миллиметра!). С помощью клюва птицы сооружают гнезда, причем нередко очень сложной конструкции (например, ремез, многие ткачиковые и др.), клюв необходим при сооружении дупла. Наконец некоторые птицы (например, определенные виды вьюрков) клювом манипулируют «орудиями труда» (например, иголкой кактуса), выковыривая насекомых из труднодоступных щелей. Приводить примеры можно продолжать очень долго, настолько велико значение клюва, этого уникального и удивительного творения Создателя. Добавим только, что форма клюва у птиц весьма разнообразна, она зависит, главным

образом, от характера пищи и того, каким образом птица ее добывает (рис. 347).

Язык имеется у всех птиц, но его форма широко варьирует, например, у гусиных он широкий и плоский, у хищных – короткий и твердый, у голубя – ороговевший и заостренный на конце, у вертишеек – чрезвычайно

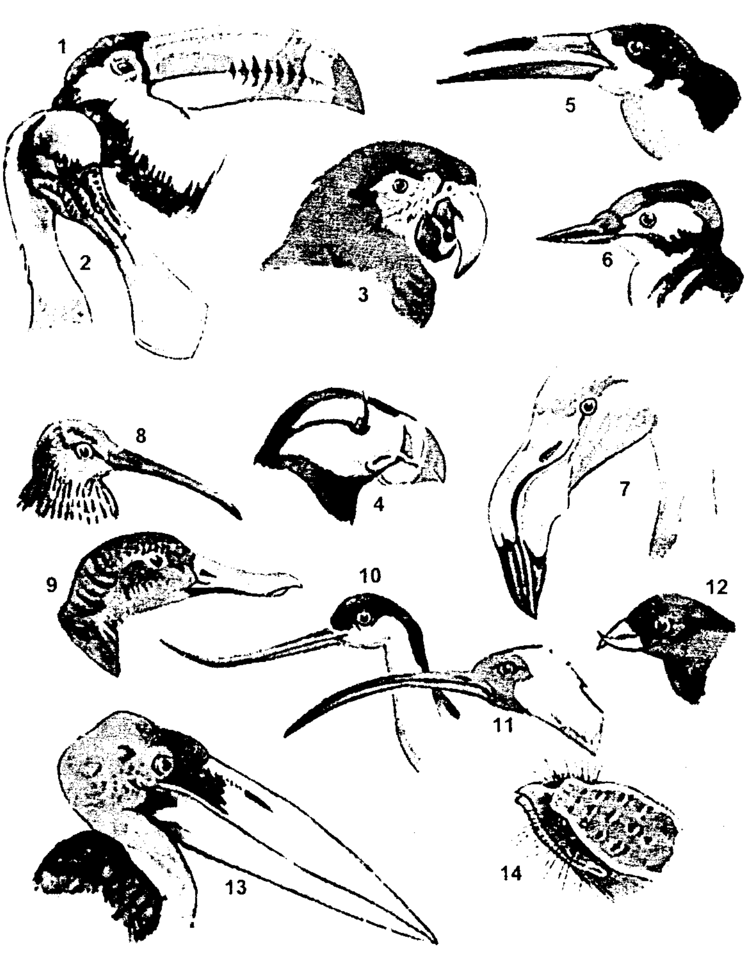


Рис. 347. *Клювы птиц:*
1 – зеленоклювого тукана; 2 – коллицы; 3 – большеклювого попугая; 4 – тупика; 5 – водореза; 6 — большого пестрого дятла; 7 – фламинго; 8 – большого кроншнепа; 9 – утки; 10 – шилоклювки; 11 – ибиса; 12 – клеста; 13 – марабу; 14 – козодоя-лягушкорота (по С. П. Наумову)

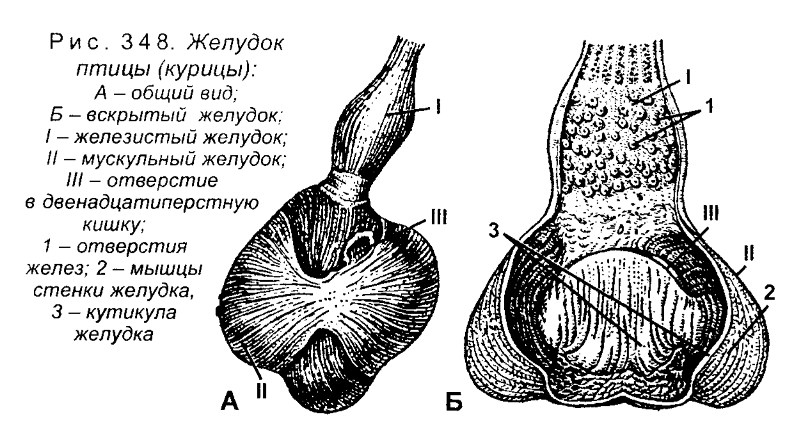


Рис. 348. *Желудок птицы (курицы):*
А – общий вид;
Б – вскрытый желудок;
I – железистый желудок;
II – мускульный желудок;
III – отверстие в двенадцатиперстную кишку;
1 – отверстия желез; 2 – мышцы стенки желудка, 3 – кутикула желудка

длинный и тонкий и т.д. Обычно язык у птиц очень подвижный. Слюнные железы у некоторых видов развиты хорошо, например у стрижей-саланганов, которые строят свои гнезда из затвердевшей слюны (деликатес китайской кухни), однако нередко они частично редуцируются, а у козодоев редуцируются почти целиком.

Пищевод очень длинный, поскольку птицы отличаются длинной шеей, у многих птиц (например, голубей, куриных, попугаев и других) в нижней части пищевода имеется расширение – *зоб*, который не встречается у других позвоночных. В зобе пища временно накапливается и частично перерабатывается (за счет ферментов, которые поступают из нижележащего железистого желудка). У некоторых видов (например, голубей, фламинго и др.) в период выкармливания клетки слизистой оболочки зоба быстро делятся, слущиваются и образуют жирную массу (метафорично названную «птичьим молочком» — на самом деле молоко продуцируют только млекопитающие), которую птица скармливает птенцам. У многих видов, например вороновых, зоба нет.

Без резких границ пищевод переходит в желудок, который у птиц подразделяется на два отдела: переднего – *железистого* и заднего – *мускульного* (рис. 348). Железистый отдел имеет относительно тонкие стенки (однако они толще, чем у пищевода), в нем пища подвергается химическому воздействию желудочного сока, компоненты которого вырабатывают железы слизистой

оболочки. Стенки мускульного желудка значительно более толстые, прежде всего, за счет мощной мускулатуры. Изнутри он выстлан плотной кутикулярной выстилкой, которую образует затвердевший секрет расположенных в нем желез. Кроме того, в полости мускульного желудка находятся мелкие камешки, специально проглатываемые птицей. Здесь пища, пропитанная желудочным соком железистого отдела желудка, проходит механическую обработку. Мощные сокращения мускулистых стенок перемешивают пищу, которая при этом перетирается жесткими стенками, образующими утолщения и складки, и камешками, выполняющими функцию жерновов. При этом давление в полости мускульного желудка может быть очень высоким, например, у зерноядных птиц до $2 \times 10^6 - 3 \times 10^8$ Па. Таким образом, птица эффективно компенсируют отсутствие зубов. Степень развития мускульного желудка у разных видов птиц не одинакова и зависит от типа пищи. Наиболее хорошо он развит у куриных и других птиц, питающихся грубой пищей. Напротив, у хищных и насекомоядных (которые, по сути, также являются хищниками – просто они поедают мелких животных) видов мускульный желудок развит слабо. Переработка пищи в желудке осуществляется очень быстро, например, домовый воробей переваривает гусеницу всего за 15 мин.

От мускульного желудка отходит двенадцатиперстная кишка, в петле которой располагается поджелудочная железа. У большинства птиц печень крупная и снабжена желчным пузырем, но у некоторых (например, у голубя) его нет, желчный проток открывается, как у всех высших позвоночных, в двенадцатиперстную кишку, но отдельно от протоков поджелудочной железы (см. рис. 346). Тонкая кишка птиц имеет значительную длину, она переходит в толстую кишку, причем на границе между ними у большинства видов имеется пара небольших слепых выростов, каждый из которых является слепой кишкой. У птиц прямой кишки нет и толстая кишка непосредственно открывается в клоаку, на спинной стороне которой имеется слепой вырост – *фабрициева сумка*, являющаяся центральным

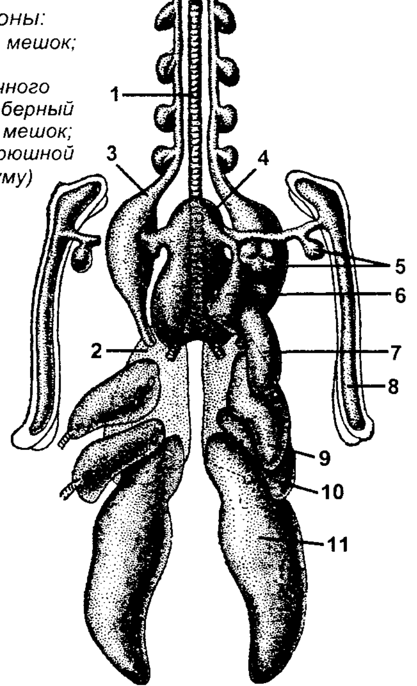
органом иммунной системы (именно здесь образуются В-лимфоциты). Отсутствие прямой кишки позволяет облегчить вес птицы, но при этом становится невозможным накапливать фекалии в кишечнике, поэтому птицы очень часто испражняются.

Для птиц характерна высокая скорость пищеварения, например, сова за 3 часа полностью переваривает мышь, а домовый воробей – зерно. Еще быстрее перевариваются насекомые: жук – за 1 час, гусеница – за 15 минут.

Дыхательная система птиц имеет очень сложное строение. Нижние воздухоносные пути представлены гортанью, которая поддерживается черпаловидными и перстневидным хрящами, очень длинной трахеей и системой бронхов. Различают несколько типов бронхов. Первичные бронхи – *мезобронхи* – образуются при разделении нижней части трахеи и входят в ткань соответствующего легкого. Мезобронхи дают ответвления на брюшную сторону – *вентробронхи* (их обычно 4) и на спинную – *дорзобронхи* (обычно их 7 – 10), которые соединяются между собой посредством многочисленных мелких (у цыпленка их толщина около 0,5 мм) бронхов III порядка – *парабронхов*. От парабронхов отходит множество тонкостенных ячеистых *бронхиол*. Оплетенные кровеносными сосудами бронхиолы образуют морфофункциональную структуру легкого, а в своей совокупности составляют респираторный отдел.

Характерной особенностью дыхательной системы птиц является наличие тонкостенных воздушных мешков, которые представляют собой выросты бронхов и располагаются между внутренними органами, а их отростки проникают под кожу, между мышцами и в полости костей. Обычно имеется четыре парных воздушных мешка и один непарный, однако образующий выросты. Различают передние (шейные, межключичный и переднебрюшные) мешки, связанные с вентробронхами, и задние (заднегрудные и брюшные), связанные с мезобронхами (рис. 349). Легочные мешки значительно превосходят по объему относительно некрупные легкие, они играют очень важную роль в осуществлении крайне своеобразного дыхательного акта птиц, который мы сейчас подробно разберем.

Рис. 349. *Схема воздушных мешков птицы с вентральной стороны:*
1 – трахея; 2 – легкие; 3 – шейный мешок; 4 – межключичный мешок; 5, 6, 7 и 8 – выросты межключичного мешка (подмышечные, грудной, реберный и плечевой); 9 – передний грудной мешок; 10 – задний грудной мешок; 11 – брюшной мешок (по Элленбергеру и Бауму)



У птиц осуществляется типичное для амниот реберное дыхание. При вдохе части ребер, которые у птиц подвижно соединены между собой, смещаются и отдаляют грудину от позвоночного столба, при этом задняя часть грудины отодвигается дальше. Поскольку давление в легких снижается, атмосферный воздух через ноздри засасывается в ротовую полость и через гортанную щель попадает в полость гортани, затем воздух проходит по трахее, бронхам и поступает в задние легочные мешки и частично в легкие. Воздух, который ранее находился в самих легких, выходит из них в передние мешки. Выдох сопровождается уменьшением объема грудной клетки, при этом мешки сжимаются и богатый кислородом атмосферный воздух из задних мешков выдавливается в парабронхи легких, где происходит газообмен, а использованный воздух из передних мешков – в трахею и через нее наружу.

Таким образом, *в легких птиц воздух всегда движется только в одном направлении*, что принципиально отличает дыхательную систему этого класса от всех других наземных позвоночных (рис. 350). Лишь небольшая часть легкого (neopulmo), присущая большинству птиц, вентилируется в обоих направлениях. Односторонний непрерывный поток свежего воздуха делает газообмен

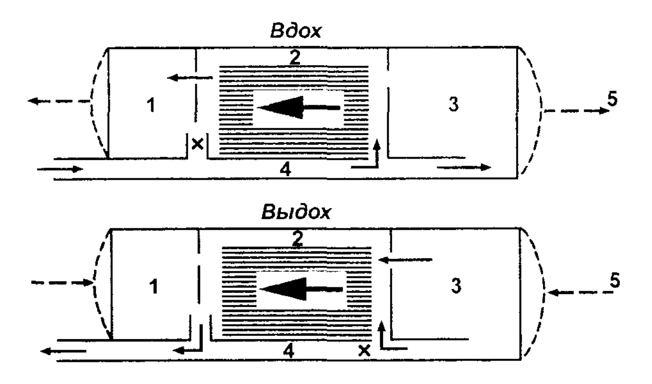


Рис. 350. *Схема направления тока воздуха в дыхательной системе птиц:*
1 – передние воздушные мешки; 2 – легкие; 3 – задние воздушные мешки; 4 – мезобронх; 5 – изменение объема воздушных мешков; стрелки – направление тока воздуха; крестики – пути, по которым воздух в данной части цикла не идет (по Шмидт-Ниельсену)

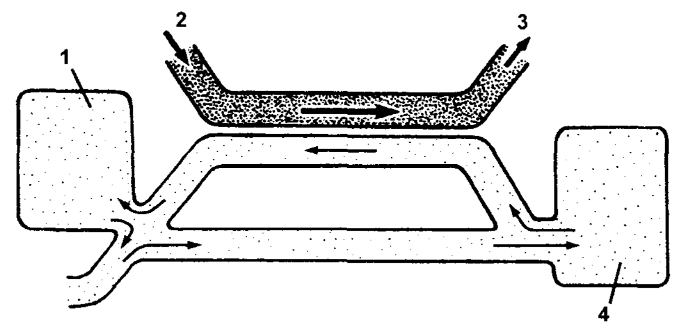


Рис. 351. *Схема противоточного газообмена в легких птиц*
1 – передние воздушные мешки; 2 – венозная кровь; 3 – артериальная кровь; 4 – задние воздушные мешки (по Шмидт-Ниельсену)

в легких птиц непрерывным (рис. 351), тогда как у всех других классов диффузия газов прекращается, когда концентрации газов в крови и легочном воздухе становятся равными. Поэтому содержание углекислоты в артериальной крови у птиц более низкое, а содержание кислорода в артериальной крови выше, чем в выдыхаемом воздухе.

Более совершенный механизм газообмена позволяет птицам сохранять активность в условиях гипоксической гипоксии (т.е. при небольшом содержании кислорода

Рис. 352. *Трахея и нижняя гортань птицы (крохаль):*
1 – подъязычная кость; 2 – вход в верхнюю гортань; 3 – трахея; 4 – наружная голосовая перепонка; 5 – нижняя гортань; 6 – барабан; 7 – бронхи

в разреженном воздухе), что позволяет птицам летать на очень большой высоте. Экспериментально птицам создавали в барокамере условия, соответствующие высоте 6100 м, при этом воробьи и волнистые попугайчики сохраняли способность летать, тогда как мыши в аналогичной ситуации теряли всякую активность и впадали в коматозное состояние.

Ранее среди зоологов существовало мнение, что характер дыхательного акта у птиц в полете определяется не реберным дыханием, а работой крыльев, однако сейчас доказано, что взмахи крыльев и дыхательные движения происходят независимо друг от друга и не синхронно.

Гортань птиц не участвует в голосообразовании, эту функцию у них выполняет так называемая *нижняя гортань*, расположенная в области бифуркации трахеи – разделения ее на два бронха (рис. 352, 353), соответственно, гортань, расположенная перед трахеей, называется у птиц *верхней*

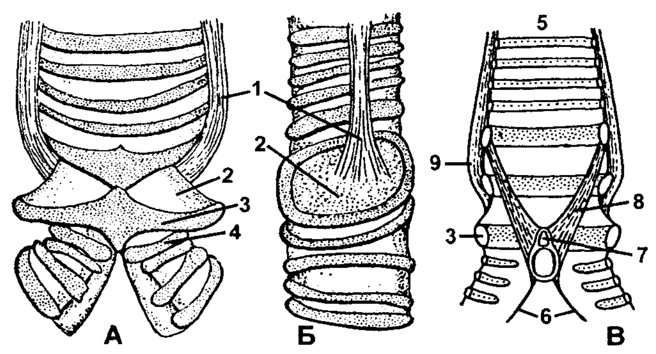


Рис. 353. *Нижняя, или певчая, гортань голубя:*
А – спереди; Б – сбоку; В – продольный разрез; 1 – бронхотрахейные мышцы; 2 – наружная голосовая перепонка; 3 – последнее кольцо трахеи; 4 – первое кольцо бронха; 5 – трахея; 6 – бронхи; 7 – козелок; 8 – полулунная складка; 9 – бронхотрахейные мышцы (по С. П. Наумову, с дополнениями)

гортанью. Строение голосового аппарата у разных видов широко варьирует, в типичном случае он представлен расширением, поддерживаемым опорными кольцами. Между нижним кольцом трахеи и вышерасположенным кольцом натянуты *наружные голосовые перепонки*. От точки соединения бронхов в полость нижней гортани вдается хрящевой *козелок*, от которого к стенкам трахеи отходят тонкие складки – *полулунные*, или *внутренние голосовые перепонки* (см. рис. 353). Изменения натяжения голосовых перепонок, вызванные сокращением бронхотрахейных мышц, при прохождении воздуха через трахею служат у птиц источником звука.

Многие птицы издают резкие, пронзительные звуки, однако немало видов певчих птиц демонстрируют удивительно красивые и сложные мелодии. Очень часто певчие птицы учатся у более опытных «исполнителей», запоминают посторонние звуки, что делает их пение чрезвычайно разнообразным (например, пение соловьев различных географических регионов значительно различается). Ряд видов птиц способны освоить человеческую речь, особенно талантливыми говорунами являются попугаи и представители семейства врановых (разумеется, при этом слово для птицы является только звуком, не обобщенным символом).

Дыхательная система служит не только для газообмена, но также позволяет птицам регулировать теплоотдачу. В частности, при повышении температуры внешней среды у птиц резко возрастает частота дыхательных актов (это называется полипноэ), что влечет за собой испарение жидкости из воздухоносных путей и, соответственно, охлаждение организма. Поэтому многие птицы (например, страусы) могут без вреда для себя выдерживать очень высокую температуру окружающего воздуха (те же страусы не перегреваются при t +50°C).

Кровеносная система птиц характеризуется полным разделением артериальной и венозной крови, причем не только в сердце, но и в сосудистом русле (за исключением печени, где кровообращение имеет свои особенности), это принципиально отличает птиц от всех ранее изученных классов позвоночных.

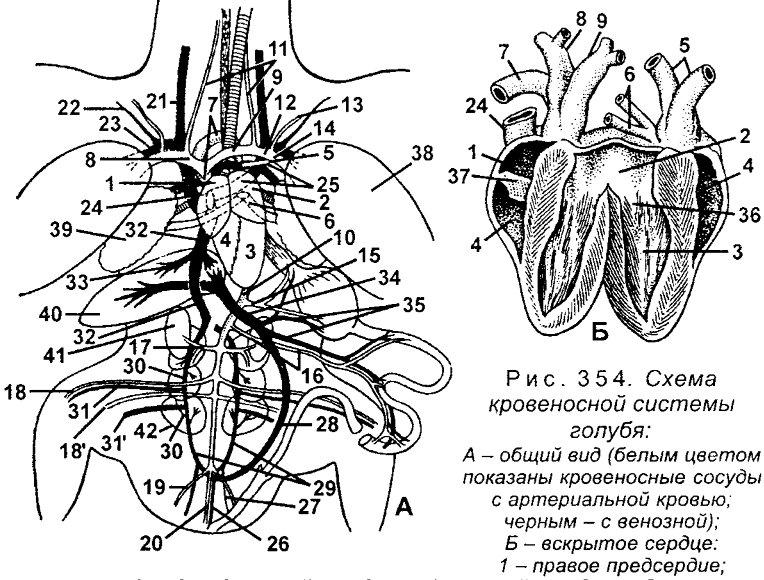


Рис. 354. *Схема кровеносной системы голубя:*
А – общий вид (белым цветом показаны кровеносные сосуды с артериальной кровью; черным – с венозной);
Б – вскрытое сердце:
1 – правое предсердие; 2 – левое предсердие; 3 – левый желудочек; 4 – правый желудочек; 5 – легочная артерия; 6 – легочная вена; 7 – правая дуга аорты; 8 – правая безымянная артерия; 9 – левая безымянная артерия; 10 – спинная аорта; 11 – общая сонная артерия; 12 – подключичная артерия; 13 – плечевая артерия; 14 – грудная артерия; 16 – внутренностная артерия; 16 – брыжеечная артерия; 17 – почечная артерия; 18 – бедренная артерия; 18' – седалищная артерия; 19 – подвздошная артерия; 20 – хвостовая артерия; 21 – яремная вена; 22 – плечевая вена; 23 – грудная вена; 24 – правая передняя полая вена; 25 – левая передняя полая вена; 26 – хвостовая вена; 27 – внутренняя подвздошная вена; 28 – копчиково-брыжеечная вена; 29 – воротная вена почек; 30 – общая подвздошная вена; 31 – бедренная вена; 31' – седалищная вена; 32 – задняя полая вена; 33 – печеночные вены; 34 – воротная вена печени; 35 – вены пищеварительного тракта; 36 – трехстворчатый клапан между левым предсердием и левым желудочком; 37 – клапан между правым предсердием и правым желудочком; 38 – грудные мышцы; 39 – легкое; 40 – печень; 41 – семенник; 42 – почка (по Н. Н. Карташеву и соавт.)

Сердце птиц четырехкамерное (два предсердия и два желудочка), поскольку артериальная и венозная части желудочка разделены полной перегородкой, поэтому артериальная и венозная кровь разделяется не только в предсердиях, но и в желудочках (рис. 354). Таким образом, *сердце птиц состоит из двух половин, при этом в правой половине (правые предсердие и желудочек) находится только венозная кровь, а в левой половине (левые предсердие и желудочек) – только артериальная, ни в одной из камер кровь не смешивается.* В правом

предсердно-желудочковом (атриовентрикулярном) отверстии находится крупный мускульный клапан, в левом – двух- или трехстворчатый сухожильный клапан. Стенки желудочков значительно толще предсердий, особенно толстая стенка у левого желудочка (его полость также больше). В правое предсердие впадают полые вены: одна задняя и две передние, которыми заканчивается большой круг кровообращения, от правого желудочка отходит одна легочная артерия, с которой начинается малый круг. В левое предсердие впадают легочные вены, от левого желудочка отходит единственная – правая – дуга аорты. Как и у всех других позвоночных, сердце лежит в полости перикарда (околосердечной сумки).

Артериальная система большого круга кровообращения начинается единственной сохранившейся дугой аорты, которой у птиц является правая дуга, отходящая от левого желудочка сердца. Вскоре эта дуга отделяет мощные (их диаметр больше диаметра самой аорты) правую и левую безымянные артерии, круто поворачивается над правым бронхом и направляется вниз, переходя в спинную аорту. Безымянные артерии разделяются на общие сонные артерии, которые направляются к голове, разделяясь на наружную и внутреннюю ветви, и более мощные подключичные артерии, которые вскоре разделяются на плечевую артерию, кровоснабжающую крыло, и мощную грудную артерию, кровоснабжающую грудные мышцы.

Спинная аорта по своему ходу отдает соответствующие ветви к внутренним органам, задним конечностям (крупные бедренные артерии) и распадается на парные подвздошные и непарную хвостовую артерии. Таким образом, *все ткани птиц снабжаются чистой артериальной кровью.*

Венозная система характеризуется частичной редукцией воротной системы почек. Венозная кровь от головы и шеи собирается в мощные яремные вены, каждая из которых сливается с плечевой веной, собирающей кровь от крыла, и крупной грудной веной, несущей венозную кровь от грудных мышц. Сливаясь, эти три вены образуют, соответственно, правую и левую передние полые

вены, которые впадают в переднюю часть правого предсердия. Венозный синус (пазуха) у птиц отсутствует.

Мелкие вены задней части тела сливаются в три крупные вены: хвостовую и парные внутренние подвздошные. От них начинаются копчиково-брыжеечная, которая проходит через брюшную полость и впадает в печень, а также правая и левая воротные вены почек, которые входят в заднюю часть соответствующей почки. Однако у птиц только часть крови из воротных вен почек направляется в воротную систему почек, тогда как большая часть крови поступает в общие подвздошные вены, которые являются продолжением воротных вен почек. Напомним, что у ранее рассмотренных классов воротную систему почки образует весь сосуд, который в нее входит. Далее общие подвздошные вены выходят из почек, принимают в себя седалищные и бедренные вены, по которым венозная кровь оттекает от задних конечностей, а также почечные вены, после чего сливаются вместе, образуя непарную заднюю полую вену, которая вскоре подходит к печени и проходит через нее, не отдавая при этом кровь на образование воротной системы печени. После выхода из печени в заднюю полую вену впадают печеночные вены, образовавшиеся из конечных сосудов воротной системы печени. Затем задняя полая вена направляется к сердцу и впадает в правое предсердие.

Воротная вена печени птиц образуется при слиянии упоминавшейся выше копчиково-брыжеечной вены и нескольких вен, по которым венозная кровь оттекает от кишечника. Вскоре после своего образования воротная вена делится на две короткие вены, каждая из которых входит в правую и левую доли печени и в них распадается на систему капилляров, образующих воротную систему печени. Как мы уже говорили, кровь, прошедшая через воротную систему, собирается в печеночные вены, которые впадают в заднюю полую вену.

Малый круг кровообращения начинается отходящей от правого желудочка легочной артерией, которая вскоре делится на правую и левую ветви, впадающие каждая в одноименное легкое, где ветвятся и распадаются на капилляры. Насыщенная кислородом

артериальная кровь оттекает от легких по мелким венам, которые затем сливаются в более крупные легочные вены, впадающие в левое предсердие.

Для птиц характерен высокий сердечный индекс, величина которого зависит от массы тела (у мелких он больше, чем у крупных), ее подвижности (у более подвижных он выше) и многих других факторов. Работа сердца значительно интенсивнее, особенно у мелких видов (например, у синицы московки массой 8 г частота сердечных сокращений составляет примерно 1037 ударов в минуту). В полете работа сердца значительно усиливается, что связано с резким увеличением потребности работающих мышц в кислороде (например, у голубя массой 250 г в покое сердце делает около 165 ударов в минуту, а в полете – 550). Напротив, при нырянии частота пульса замедляется, например, у оляпки через 5 сек. после погружения в воду пульс урежается до 73%, через 10 сек. – до 48%, а через 15 сек. – до 42% от нормальных показателей.

У птиц по сравнению с рептилиями увеличен относительный объем крови, ее давление в сосудистом русле выше. Кислородная емкость крови значительно больше (примерно в два раза), чем у рептилий, к тому же из оксигемоглобина птиц кислород очень легко диффундирует в ткани. Общее количество гемоглобина очень велико, поскольку у птиц высокое содержание эритроцитов в крови (см. табл. 5). Все эти показатели, а также полное разделение артериальной и венозной крови в сосудах позволило поднять уровень обменных процессов настолько высоко, что у птиц температура тела стала постоянной, т.е. птицы являются *гомойотермными* животными. У разных птиц температура тела неодинакова (от 39 до 45°C).

Постоянная температура тела делает возможным стабильную работу внутриклеточных ферментных систем на почти неизменном уровне, что влечет за собой постоянно высокую активность организма. Это дает теплокровным животным несомненное преимущество перед холоднокровными, так как последним для нормального течения биохимических реакций необходима определенная температура окружающей среды, при которой могут оптимально функционировать внутриклеточные ферменты.

Еще в XIX в. голландский химик **Я. Х. Вант-Гофф** выявил зависимость скорости течения химических реакций от температуры, при этом повышение температуры на 10°С ускоряет реакцию в среднем в два – четыре раза (правило Вант-Гоффа). Этому правилу подчиняются и внутриклеточные реакции, поэтому они не могут осуществляться при слишком низкой температуре внешней среды. По той же причине и чрезмерно высокая температура нарушит нормальную работу ферментных систем. Таким образом, каждый организм может нормально функционировать только в определенном температурном режиме.

Поскольку амфибии и рептилии не способны к самостоятельной терморегуляции, температура их тела всегда соответствует температуре внешней среды. Поэтому при сильной жаре они прячутся в норы, а похолодание влечет за собой снижение активности, это объясняет: почему зимой невозможно на снегу встретить лягушку или змею – чтобы выжить они находят себе зимнее укрытие, где дожидаются весны, снизив до минимума процессы жизнедеятельности. Понятно, что в таком состоянии амфибии и рептилии совершенно беспомощны. Теплокровные животные (птицы и млекопитающие) активны в любое время года и при любой температуре внешней среды, потому что температура их тела постоянно высокая.

Однако теплокровность привносит и некоторые неудобства, прежде всего возросший уровень метаболизма влечет за собой более значительный расход энергии, что, в свою очередь, требует регулярного поступления большого объема пищи. Особенно это актуально для мелких птиц, которые выделяют через кожу относительно большее количество тепла, чем более крупные. Напомним, что по математическим расчетам увеличение поверхности тела в квадрате влечет за собой увеличение внутреннего объема в кубе, поэтому крупные животные сохраняют больше внутреннего тепла. Кроме того, теплокровные животные (в том числе и птицы) испытывают чувство холода, что неведомо холоднокровным, для которых снижение температуры приводит не к физическому дискомфорту, а к снижению обменных процессов и общей вялости.

Лимфатическая система характеризуется отсутствием лимфатических сердец (тазовые сохраняются у страусов и некоторых других). Значительное количество лимфатических сосудов впадает в вены таза.

Выделительная система, как и у всех амниот, представлена парой очень крупных тазовых почек, которые состоят из нескольких долек (например, у голубя их три). Более крупные, чем у рептилий и млекопитающих, размеры почек (например, у крохаля почки составляют 2,6% от массы тела) объясняются очень высокой активностью метаболизма птиц. На вентральной стороне почек располагаются небольшие образования – надпочечники, которые являются эндокринными железами и с почками связаны только топографически.

Общее количество нефронов в почке составляет несколько десятков тысяч, что намного больше, чем у рептилий. Нефроны птиц устроены сложнее, чем у рептилий. Прежде всего они могут быть двух типов, одни из них сходны с нефронами рептилий, т.е. проксимальные канальцы непосредственно переходят в дистальные, это нефроны рептильного типа. У других нефронов между проксимальными и дистальными канальцами имеется прямой каналец с одним изгибом в виде петли – петля Генле. Этот отдел нефрона является концентрирующим, поскольку в нем происходит концентрация мочи. В упрощенном виде он действует по следующей схеме.

В петле Генле различают нисходящую часть, колено (область изгиба) и восходящую часть, которая переходит в дистальный каналец. Из мочи, протекающей через восходящую часть петли активно, т.е. против градиента концентрации, поглощаются электролиты и перемещаются из просвета канальца в окружающую тканевую жидкость, которая из-за этого становится гипертоничной. Напомним, что растворы, содержащие такое же количество солей, как жидкости внутренней среды (кровь, лимфа, тканевая жидкость), считаются изотоничными, если в растворе концентрация солей выше – они гипертоничны, если ниже – гипотоничны, по отношению к внутренней среде. Первичная моча является изотоничной, что понятно, поскольку она представляет собой отфильтрованную плазму крови.

В таком виде она поступает в проксимальный каналец, а из него – в канальцы петли Генле. Поскольку эти канальцы окружает гипертоничная тканевая жидкость (напомним, что она стала такой из-за солей, активно выделенных из полости восходящей части петли), из просвета нисходящего отдела петли пассивно выделяется вода. Поэтому моча постепенно становится гипертоничной и в таком виде поступает в восходящий отдел петли, где из нее, как мы отмечали выше, удаляются уже соли. Следовательно, моча, пройдя по восходящему канальцу петли Генле, становится гипотоничной и ее объем значительно уменьшается, так как она последовательно теряет воду. Гипотоничная моча поступает в дистальный каналец, а оттуда – в собирательную трубочку (напомним, что она структурно не относится к нефрону), продолжая при этом терять воду, которая удаляется под действием антидиуретического гормона гипоталамуса (вазопрессина) и становится слабогипертоничной вторичной мочой.

Петля Генле значительно увеличивает длину канальцев нефрона, поэтому процесс обратной реабсорбции становится более продуктивным. Все канальцы нефрона оплетены кровеносными сосудами, которые принимают в себя выделенные вещества, напомним, что при этом имеет место противоток мочи в канальце и крови в окружающих его кровеносных сосудах (т.е. моча и кровь текут в противоположных направлениях).

Поскольку такой тип нефронов является единственным у млекопитающих, его называют нефроном маммального типа. Наличие таких нефронов разграничивает вещество почки на корковый (в нем находятся тельца нефронов и извитые канальцы – проксимальные и дистальные) и мозговой (содержит петли Генле и собирательные трубочки) слои, или корковое и мозговое вещество. На разрезе эти слои имеют неодинаковый цвет, что связано с различным кровоснабжением.

У птиц часть нефронов маммального типа имеют относительно короткую петлю, которая целиком находится в корковом веществе, другая часть имеет длинную петлю, проникающую в мозговое вещество. Кроме

того, вместо антидиуретического гормона функционирует аргинин-вазотоцин, который не только способствует реабсорбции воды из мочи, но и переводит работу почек с нефронов рептильного типа на нефроны маммального типа.

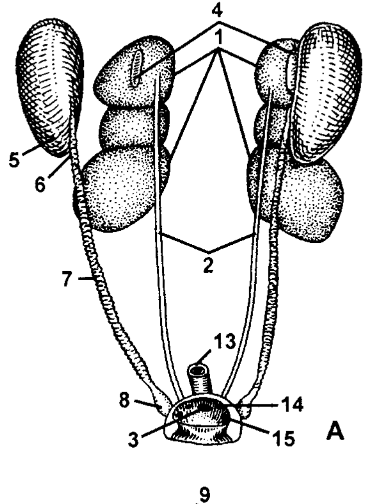
Основным продуктом азотистого обмена (63 – 80%) у птиц является мочевая кислота, поэтому потери воды у птиц минимальны, и многие птицы (например, большинство хищных) даже не пьют воду, а довольствуются водой, содержащейся в пище. Почки птиц также выделяют небольшое количество (1 – 10%) мочевины.

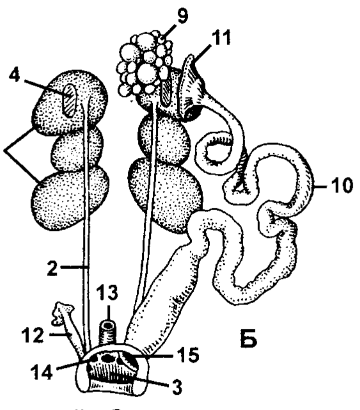
От каждой почки отходит мочеточник, который открывается в среднем отделе клоаки. Мочевого пузыря у птиц нет, что часто связывают с общей тенденцией к облегчению массы тела, однако количество выделяемой птицами мочи настолько мало, что ее масса все равно не смогла бы оказать существенного влияния на летные характеристики.

Половая система. Мужская половая система представлена двумя семенниками и половыми протоками, совокупительный орган имеется лишь у немногих видов (рис. 355-А). Каждый семенник обычно имеет бобовидную форму, темно-бурую или светлую окраску, располагается в полости тела над верхней долей почки, будучи подвешенным на брыжейке к стенке тела. Часто семенник прикрывает собой надпочечник. Размеры семенника очень сильно увеличиваются к периоду размножения (например, у скворца – в 1500 раз). Как и у пресмыкающихся, семенник птиц имеет придаток, который развивается из остатка переднего отдела туловищной почки.

Половые клетки поступают из канальцев семенника в канальцы придатка и следуют через них в семяпровод, который образуется из вольфова протока и отходит от придатка семенника. Семяпроводы тянутся вдоль спинной стороны полости тела параллельно мочеточникам и впадают в клоаку. Часто перед этим семяпроводы образуют расширения – семенные пузырьки, в которых накапливается жидкость, входящая в состав спермы.

Рис. 355. *Мочеполовая система голубя:*
А – самец; Б – самка; 1 – почки; 2 – мочеточник; 3 – полость клоаки; 4 – надпочечник; 5 – семенник; 6 – придаток семенника; 7 – семяпровод; 8 – семенной пузырек; 9 – яичник; 10 – левый яйцевод; 11 – воронка яйцевода; 12 – остаток редуцированного правого яйцевода; 13 – прямая кишка; 14 – мочевое отверстие; 15 – половое отверстие (по Н. Н. Карташеву и соавт.)





Функциональный совокупительный орган, похожий на орган крокодилов и черепах, имеется только у бескилевых, гусиных и тинаму. У аистов, цапель и дроф этот орган в значительной степени редуцирован, у других видов вообще отсутствует и сперма поступает в половые пути самки при тесном соприкосновении клоак самца и самки. Оплодотворение всегда внутреннее.

Женская половая система птиц состоит из яичников и половых путей. Однако чаще всего сохраняется только одна половина органов – левый яичник и левый яйцевод (рис. 355-Б). У немногих видов (куриных, пастушков, гагар, попугаев, сов, дневных хищников) правый яичник может присутствовать, но правый яйцевод практически всегда отсутствует. Яичник обычно имеет неправильную форму и зернистую поверхность, лежит в полости тела впереди от левой почки.

Богатые желтком зрелые яйцеклетки попадают из яичника в полость тела, причем, даже если присутствует правый яичник, в основном, функционирует левый. Но независимо от того, из какого яичника вышла

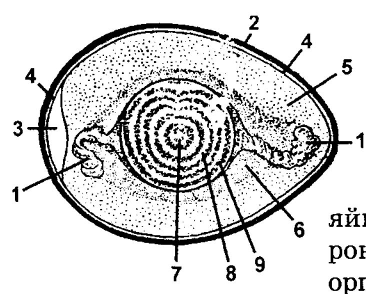


Рис. 356. *Строение яйца птицы: 1 – халаза; 2 – скорлупа; 3 – воздушная камера; 4 – наружная подскорлуповая оболочка; 5 – жидкий белок; 6 – плотный белок; 7 – зародышевый диск; 8 – светлый желток; 9 – темный желток (по С. П. Наумову)*

яйцеклетка, она поступает в воронку яйцевода, который имеет организацию, сходную с рептилиями. В проксимальном отделе яйцевода (маточной трубе, или собственно яйцеводе) вокруг зиготы сначала образуется толстый слой белковой оболочки (белок яйца), который выделяют железистые клетки эпителия, а потом двумя тонкими подскорлуповыми оболочками, все это длится несколько часов (например, у курицы 3 – 6 ч.). Следующий, более широкий отдел (матка) содержит железы, которые секретируют жесткую наружную известковую оболочку (рис. 356). Стенки дистального отдела яйцевода (влагалища) имеют хорошо развитую мускулатуру, с помощью которой яйцо выдавливается в клоаку и выходит наружу. Напомним, что отделы яйцевода функционально не соответствуют аналогичным отделам половых органов самок млекопитающих, например, во «влагалище» птиц не проникает половой орган самца, а в «матке» не происходит образования плаценты.

Яйца птиц могут быть очень крупными, поэтому редукция половых органов правой стороны является для птиц (естественно, самок) очень полезной, поскольку развивающиеся яйца следуют по яйцеводу строго поочередно. Если бы оба яйцевода были одинаково функциональны, очень крупные яйца, которые характерны для птиц, попросту не смогли бы разминуться. Напомним, что у птиц таз открытого типа, т.е. лобковые кости не соединяются друг с другом, что позволяет пропускать большие яйца.

Скорлупа яиц может быть окрашена очень разнообразно. При этом птицы, которые гнездятся в хорошо защищенных местах (например, в дуплах), откладывают белые яйца, а те, кто строит открытые гнезда, – яйца, окрашенные в цвета окружающего фона, что делает их менее заметными.

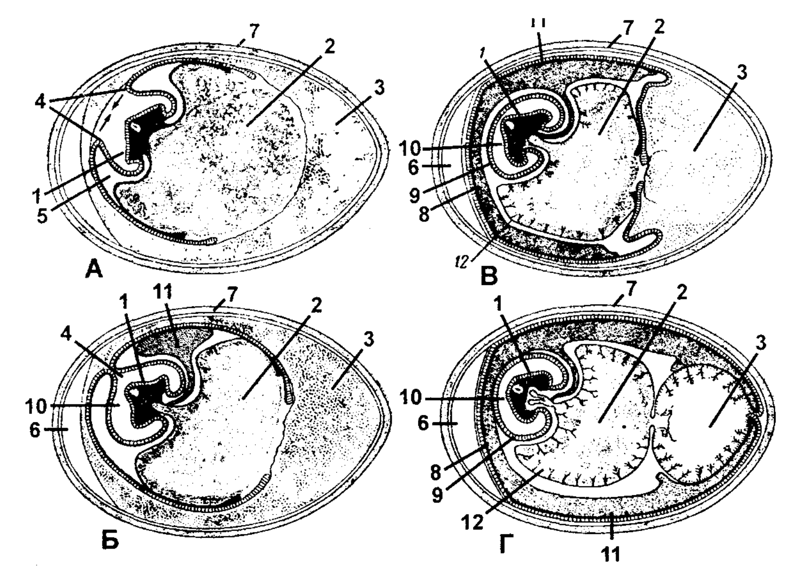


Рис. 357. *Продольный разрез куриного яйца на разных стадиях насиживания (схематично):*
1 – зародыш (разрез прошел поперек тела); 2 – желток; 3 – белок; 4 – амниотические складки; 5 – незародышевая полость тела; 6 – воздушная камера; 7 – скорлупа; 8 – сероза; 9 – амнион; 10 – амниотическая полость; 11 – аллантоис; 12 – желточный мешок (по Заварзину)

Размеры половых органов птиц зависят от времени года, например, яйцевод вне периода размножения истончается и в виде тонкой трубки прилежит к спинной стороне полости тела, однако когда яичник выделяет яйцеклетки, он удлиняется, а стенки становятся гораздо толще, также увеличивается воронка.

Развитие птиц проходит в яйце за счет очень большого количества желтка, который скапливается в вегетативном полушарии яйца, напомним, что такие яйца называются телолецитальными (см. рис. 356, рис. 357). Дробление дискоидального типа, при этом борозды дробления не распространяются на богатое желтком вегетативное полушарие, поэтому на анимальном полюсе из бластомеров формируется диск, который сначала состоит из одного слоя клеток, а потом становится многослойным (рис. 358). В отличие от пресмыкающихся, птицы в течение всего периода эмбрионального развития

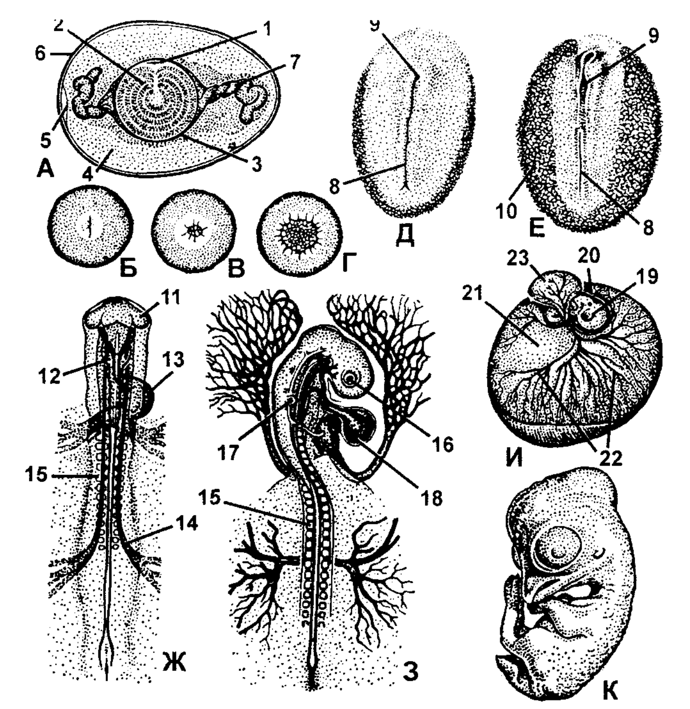


Рис. 358. *Зародышевое развитие цыпленка:*
А – разрез куриного яйца, в верхней (анимальной) области собственно яйцеклетки имеется диск свободной от желтка цитоплазмы (1), в котором начинается развитие зародыша, большая часть яйцеклетки занята слоями желточных гранул (2), желток окружен оболочками – тонкой желточной (3), белковой (4), подскорлуповой (5), скорлуповой (6) – и удерживается в центре яйца жгутами плотного белка – халазами (7); Б – Г – зародышевый диск (вид сверху со стороны анимального полюса) на последовательных стадиях дискоидального дробления. Борозды дробления не распространяются на желток, и возникает бластодерма, состоящая из одного слоя клеток (Б – два бластомера, В – восемь бластомеров); Д – зародышевый диск после 16 часов инкубации; гаструляция, видна первичная полоска (8) – углубление, в передней части которого – гензеновском узелке (9) – вворачивается зачаток хорды; Е – нейруляция (после 21 часа инкубации), впереди первичной полоски (8) виден зачаток нервной системы – нервный желобок, окруженный нервными валиками (9), по краям зародышевого диска – темная область (10), где образуются клетки крови и кровеносные сосуды; Ж – зародыш после 33 часов инкубации; нервная трубка замкнулась и образовала на переднем конце расширения – глазные пузыри (11) и пузыри головного мозга (12), образовались пульсирующий зачаток сердца – сердечная трубка (13) – и кровеносные сосуды (14), вдоль зачатка спинного мозга располагаются мезодермальные зачатки – сомиты (15); З – зародыш после 48 часов инкубации, видны зачатки глаза (16) и уха (17), хорошо развито сердце (18) и сосуды, много сомитов (15); И – общий вид яйца без скорлупы и белковой оболочки на 6-й день инкубации; виден зародыш (19), лежащий в амниотической полости

согревают яйца теплом своего тела (высиживают), причем высиживать могут оба родителя или только один из них (самка или самец). Для того чтобы выдержать вес высиживающего родителя, оболочка яйца должна быть достаточно твердой, поэтому у птиц она жесткая известковая. Напомним, что оболочка яиц пресмыкающихся кожистая и гораздо мягче, чем у птиц, но рептилии не высиживают свои яйца, хотя бы потому, что они являются пойкилотермными (холоднокровными) животными и не выделяют большого количества тепла.

Некоторые птицы сами яйца не греют, но создают вокруг них условия, при которых наружная температура повышается. Например, самец сорной курицы сооружает над отложенными самками яйцами кучу гниющего мусора, которая действует как инкубатор, поскольку процессы гниения всегда сопровождаются выделением тепла. Птица тщательно регулирует температуру мусорной кучи, для чего засовывает в нее свою голову. При необходимости охладить гнездо куча разбрасывается, а при необходимости согреть — накидывается вновь.

Большинство птиц откладывают яйца в специально построенные гнезда, которые могут быть совсем простыми (например, кучка веточек и травинок у голубя) или очень сложными, некоторые птицы (дятлы, многие попугаи и др.) выдалбливают дупла или занимают чужие. Значительно реже яйца откладываются прямо на грунт без всякой подстилки.

По завершении развития птенец пробивает изнутри скорлупу яйца (для этого на клюве имеется специальное приспособление – яйцевой зуб) и выходит наружу, т.е. вылупляется.

Птицы очень заботятся о потомстве. В самом простом варианте родительские чувства остывают к концу высиживания. Например, упомянутый выше самец сорной курицы после очень длительной «каторжной» работы над соблюдением должного температурного режима

и окруженный амниотической оболочкой (20), почти весь желток окружен стенкой желточного мешка (21) с сетью кровеносных сосудов (22), от зародыша отходит пузыревидный вырост – аллантоис (23); К – зародыш на 10-й день инкубации

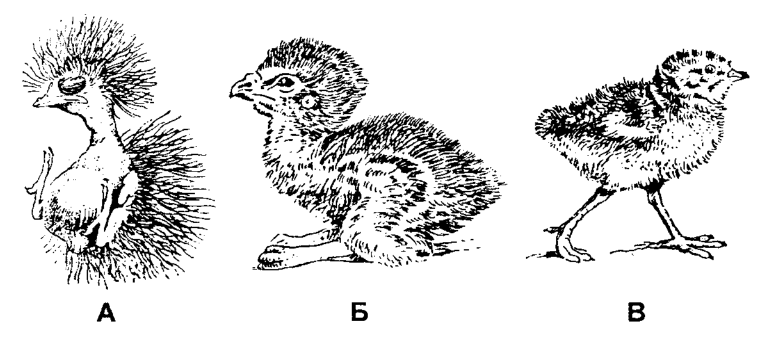


Рис. 359. *Птенцы различных птиц в одном возрасте: А – полевого конька; Б – орла-могильника; В – серой куропатки (по С. П. Наумову)*

своего «инкубатора» незадолго до вылупления птенцов неожиданно теряет к ним интерес и уходит, так и не увидев потомства. Однако птенцы вскоре после вылупления способны летать и сразу начинают самостоятельную жизнь. В других случаях родители остаются с птенцами какое-то время, в течение которого не только кормят и охраняют свое потомство, но также обучают выживанию в самостоятельной жизни.

Только что вылупившиеся птенцы могут иметь разную степень развития (рис. 359). У одних птиц (куриных, гусиных, дроф, бескилевых и др.) из яйца выходят зрячие птенцы, покрытые пухом и способные вскоре самостоятельно ходить и клевать пищу, – это *выводковые* птенцы. У других (воробьиных, голубей, стрижей, дятлов и др.) вылупляются совершенно беспомощные птенцы *гнездового*, или *птенцового*, типа. У них закрыты глаза, голая кожа, поэтому самостоятельно передвигаться и тем более питаться они не могут. Задача родителей в последнем случае гораздо более сложная, поскольку до периода обучения птенцов сначала нужно выкормить. Поэтому родители приносят большое количество пищи, согревают и защищают птенцов, но не имеют возможности перевести их в другое место. У некоторых видов птенцы занимают промежуточное положение, например, птенцы чаек покрыты пухом и способны ходить, но родители кормят их принесенной пищей.

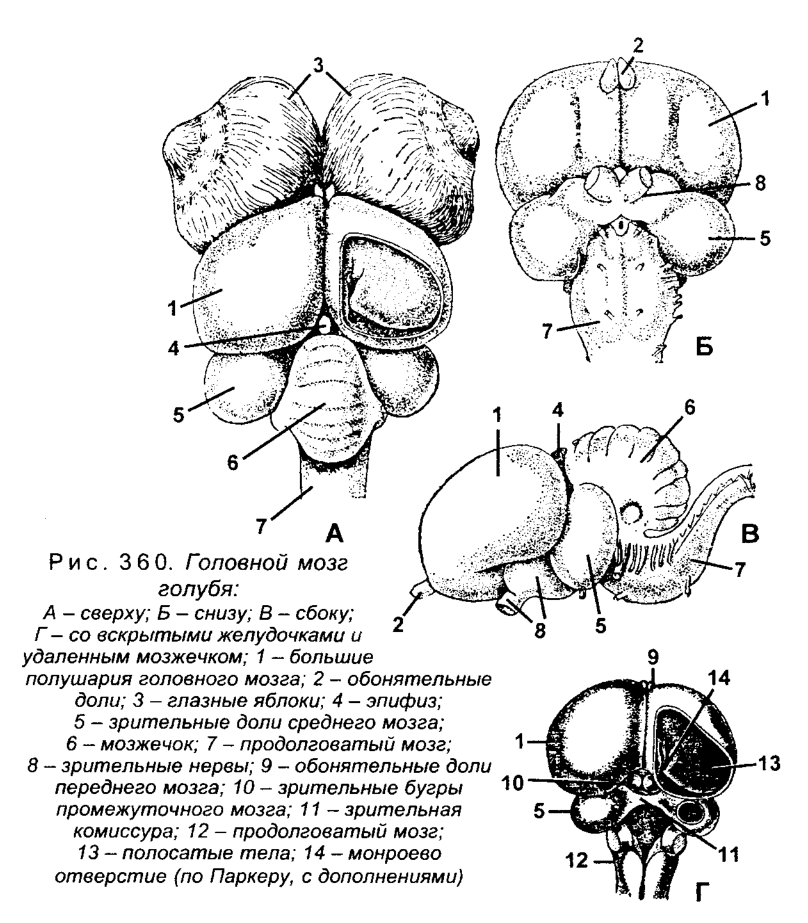


Рис. 360. *Головной мозг голубя:*
А – сверху; Б – снизу; В – сбоку; Г – со вскрытыми желудочками и удаленным мозжечком; 1 – большие полушария головного мозга; 2 – обонятельные доли; 3 – глазные яблоки; 4 – эпифиз; 5 – зрительные доли среднего мозга; 6 – мозжечок; 7 – продолговатый мозг; 8 – зрительные нервы; 9 – обонятельные доли переднего мозга; 10 – зрительные бугры промежуточного мозга; 11 – зрительная комиссура; 12 – продолговатый мозг; 13 – полосатые тела; 14 – монроево отверстие (по Паркеру, с дополнениями)

Нервная система птиц организована очень высоко. Головной мозг имеет большие размеры и всегда превышает массу спинного мозга (например, у куриных – наполовину, а у голубей – в два с половиной раза) (рис. 360). Увеличение размеров мозга, в первую очередь, связано со значительным укрупнением полушарий конечного мозга, которые по своей массе соответствуют всем остальным отделам головного мозга (у куриных) или даже превосходят их (у хищных птиц вдвое, а у попугаев – втрое). Обонятельные доли очень малы, что связано с плохим обонянием птиц. Свод мозга в основном первичный, с небольшими участками

серого вещества, его строение в общих чертах сходно с пресмыкающимися, основная масса серого вещества полушарий приходится на полосатые тела, которые являются основным интегрирующим центром нервной системы. Поэтому головной мозг птиц, как и рептилий, относится к зауропсидному типу. У птиц особенно хорошо развиты базальные ядра полосатого тела, осуществляющие ассоциативные реакции.

Промежуточный мозг небольшой, эпифиз мал, гипофиз развит хорошо и состоит из трех долей (передней, средней и задней).

В среднем мозге выделяются очень крупные зрительные доли, которые сильно отодвинуты в боковых направлениях от срединной линии ствола мозга расположенным сзади массивным мозжечком. Значение зрительных долей очень велико, поскольку зрение для птиц имеет большое значение (часто является главным органом чувств, особенно у дневных), а именно в этом отделе мозга происходит высший анализ сигналов, полученных от периферических органов зрения. Забегая вперед, скажем, что у млекопитающих эту функцию выполняет кора полушарий конечного мозга.

Мозжечок развит значительно лучше, чем у рептилий, поэтому птицы способны совершать сложнейшие высококоординированные движения, что особенно важно в полете. Основную часть мозжечка занимает червь, по бокам которого располагаются небольшие выступы.

Спинной мозг имеет типичное сегментированное строение – в области отхождения нервов, формирующих сплетения, образуются местные утолщения спинного мозга. Длина спинного мозга у взрослых особей короче позвоночного столба.

Периферическая нервная система. От головного мозга отходят двенадцать пар черепных нервов, при этом XI пара (добавочный нерв) не полностью отделен от X пары (блуждающего нерва). От спинного мозга посегментно отходят передние и задние корешки, которые, соединяясь, образуют парные спинномозговые нервы. Как и у всех позвоночных,

имеющих пятипалые конечности, передние ветви некоторых нервов образуют нервные сплетения (плечевое и пояснично-крестцовое), волокна которых иннервируют кожу и мышцы конечностей.

Органы чувств. Орган зрения у птиц развит очень хорошо, поскольку для большинства птиц зрение является основным способом ориентации. Глаза обычно очень большие, особенно у ночных птиц. Относительное соотношение массы глазных яблок к массе тела у разных птиц широко варьирует, что связано с условиями жизни. Например, у гусей, которым необходимо видеть близлежащие предметы, соотношение 1/570, тогда как совы, питающиеся ночью, имеют соотношение 1/30. Кроме того, у совы выражено бинокулярное зрение, т.е. у них зрительные оси обоих глаз совпадают. Это достигается благодаря наличию у этих птиц лицевого диска. У большинства других птиц зрение монокулярное, т.е. каждый глаз имеет свою зрительную ость, что позволяет птице охватывать зрением очень большое пространство не только спереди, но и с боков (поле зрения при этом около 150°, а при монокулярном – 30 – 50°). Однако совы компенсируют недостаточно большое поле зрения уникальной подвижностью шеи – они легко поворачивают голову на 270° вокруг своей оси.

По строению глаза птиц напоминают глаза рептилий. В заднюю часть глазного яблока вдается гребешок, а в склере имеется кольцо из уплощенных тонких костей (рис. 361). Птицы отличаются наиболее совершенным среди всех позвоночных двойным механизмом аккомодации глаза. При этом хрусталик не только изменяет свою кривизну под действием ресничной мышцы, но также изменяется расстояние между хрусталиком и сетчаткой. Это достигается сокращением особых кольцевых мышц, окружающих склеру. Таким образом, хрусталик может более широко изменять свои параметры, обеспечивая при этом оптимальную фокусировку лучей, попадающих на сетчатку. Все это обеспечивает глазу птицы удивительную остроту, особенно у хищных птиц,

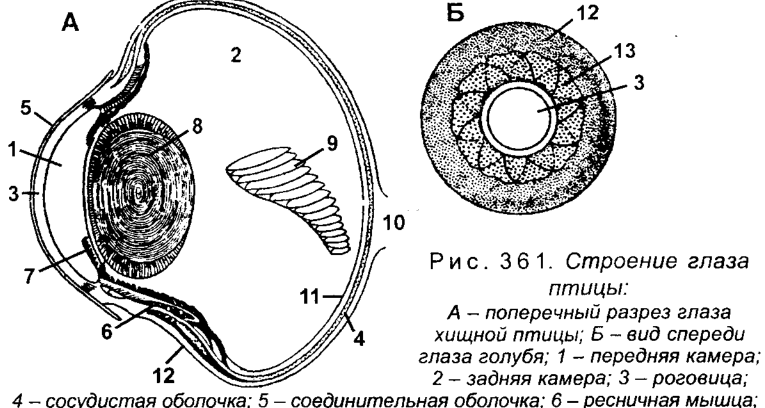


Рис. 361. *Строение глаза птицы:*
А – поперечный разрез глаза хищной птицы; Б – вид спереди глаза голубя; 1 – передняя камера; 2 – задняя камера; 3 – роговица; 4 – сосудистая оболочка; 5 – соединительная оболочка; 6 – ресничная мышца; 7 – радужка; 8 – хрусталик; 9 – гребень; 10 – зрительный нерв; 11 – сетчатка; 12 – склера; 13 – окостеневшие склеры (по С. П. Наумову)

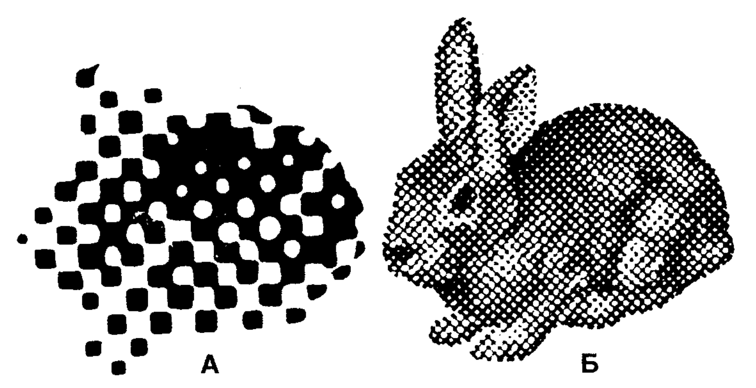


Рис. 362. *Восприятие сетчаткой глаз изображения кролика:*
А – человеком; Б – ястребом (по Питерсону)

например, сокол-сапсан замечает движущуюся добычу на расстоянии до 1100 м, при этом высочайшая разрешающая способность позволяет детально видеть предмет (рис. 362). У ночных птиц сетчатка улавливает очень небольшие порции света, например, совы видят ночью мышь при освещении всего в 0,000002 люкса.

Орган слуха состоит из среднего и внутреннего уха, в котором улитка развита лучше, чем у пресмыкающихся, и обособлена перехватом от мешочка преддверия (рис. 363). В барабанной полости имеется

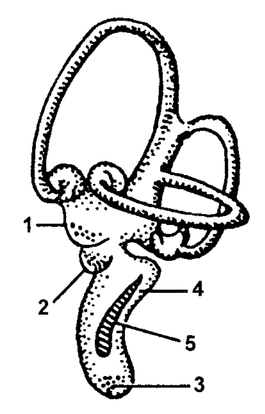


Рис. 363. *Лабиринт птицы:*
1 – утрикулюс; 2 – саккулюс; 3 – лагена;
4 – слуховой сосочек; 5 – основная мембрана;
6 – улитка

одна слуховая косточка (стремечко), слуховые трубы объединяются и открываются в глотку общим отверстием. Барабанная перепонка натянута ниже уровня кожи на дне небольшой воронки, представляющей собой зачаток наружного слухового прохода. У некоторых видов (например, сов) воронка достаточно глубока, к тому же она окружена кожной складкой и специализированными перьями. Все это позволяет более тонко улавливать звуковые волны, концентрировать их и направлять к барабанной перепонке. У сов правое и левое ухо находятся на разных горизонтальных уровнях, поэтому звук, распространяющийся по вертикали, доходит до каждого из них неодинаково быстро, это позволяет птице точно определять источник звука. Для многих птиц слух играет очень важную роль.

Некоторые птицы (например, яванский саланган) способен к эхолокации, поэтому они способны летать в полной темноте пещер и при этом не натыкаться на предметы. Обоняние у большинства птиц почти не развито, хорошо различать запахи могут лишь немногие виды, например новозеландская бескрылая птица киви, которая разыскивает пищу в подстилке, гриф-индейка, отыскивающий падаль по запаху, и некоторые другие.

Высокоразвитая нервная система птиц обусловливает очень сложное поведение, в том числе и социальное. Они легко приобретают условные рефлексы, особенно врановые, попугаи и некоторые другие. Однако основным регулятором поведения остаются безусловные рефлексы, при этом птицы демонстрируют наиболее сложную инстинктивную деятельность среди всех позвоночных животных.

Класс Млекопитающие (Mammalia)

Млекопитающие представляют собой наиболее высокоорганизованную группу высших позвоночных. У них лучше других развит головной мозг, особенно лобные доли. Для млекопитающих характерна сложная поведенческая деятельность, причем она основана не только на безусловных рефлексах (как у птиц), но и на условных, в связи с чем кора больших полушарий имеет очень большую площадь и у многих млекопитающих образует складки – извилины. Высокоразвитая условно-рефлекторная деятельность позволяет млекопитающим быстро приспосабливаться к изменяющимся условиям внешней среды, что делает этот класс самым процветающим среди других позвоночных.

Важным преимуществом является внутриутробное развитие плода, живорождение и вскармливание потомства молоком на начальной стадии постнатального развития. При этом млекопитающим присуща бережная забота о детенышах, они охраняют и обучают их, подготавливая к самостоятельной жизни. Для многих видов характерен коллективный образ жизни, что обеспечивает передачу информации от старых и наиболее опытных особей молодым.

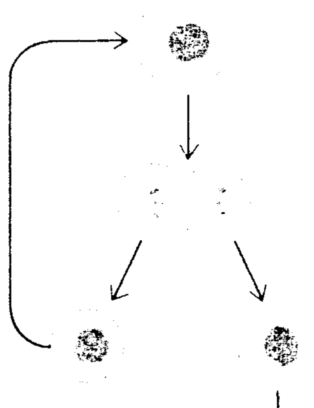
Как и птицы, млекопитающие являются теплокровными животными, что позволяет им заселять обширные территории и занимать самые разные экологические ниши, при этом постоянно сохраняя высокий уровень активности, в том числе и в холодное время года. Всего насчитывается более 4500 видов млекопитающих.

Внешнее строение млекопитающих весьма разнообразно и зависит от образа жизни животного.

Анатомия. Наша задача во многом облегчается тем, что подробное строение наиболее совершенного вида млекопитающих – человека разумного – дано в первом томе настоящей книги. Поэтому здесь мы рассмотрим лишь общие черты строения и функционирования внутренних органов, по возможности избегая повторов.

Кожные покровы устроены сложно, что связано с их участием в терморегуляции. Ороговевающий эпидермис

Рис. 364. Судьба потомков стволовой клетки.
Каждая дочерняя клетка, образующаяся при делении стволовой клетки, может остаться также стволовой, а может пойти по пути, ведущему к терминальной дифференцировке: 1 – стволовая клетка; 2 – терминально дифференцированная клетка (по Б. Албертсу и соавт.)



состоит из нескольких слоев, самый наружный – роговой, образованный мертвыми клетками, заполненными кератогиалином, постепенно отпадает в виде чешуек или более крупных лоскутов.

Восстановление клеточной популяции идет за счет самого глубокого росткового (мальпигиева) слоя, в котором находятся постоянно делящиеся стволовые клетки. При делении стволовой клетки образуются две дочерние, которые не отличаются между собой по строению, однако имеют неодинаковую детерминацию. При этом одна из них детерминируется (направляется генетически) в функциональную клетку эпидермиса, и в последующем она пройдет все стадии дифференциации, после чего отомрет и отпадет в составе чешуйки. Другая клетка функционально не детерминируется и сохраняет свойства стволовой клетки, она никогда не будет дифференцироваться и остается «бессмертной», естественно, в пределах жизни самого организма (рис. 364).

Из росткового (базального) слоя детерминированные клетки переходят в расположенный выше слой шиповатых клеток, которые имеют более крупные размеры и своеобразный внешний вид – они образуют многочисленные десмосомы с отходящими от них пучками кератиновых волокон (рис. 365), которые в световом микроскопе выглядят как шипы. Шиповатые клетки располагаются в несколько слоев. Кнаружи от них лежит более тонкий слой зернистых клеток, которые образуют границу в эпидермисе между внутренней зоной метаболически активных живых клеток и наружной зоной,

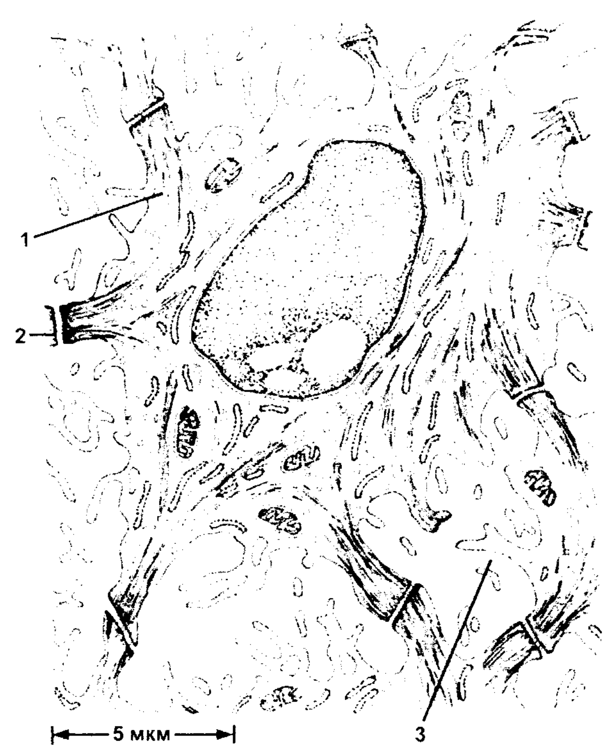


Рис. 365. *Рисунок, сделанный по электронной микрофотографии среза шиповатой клетки эпидермиса. Видны пучки кератиновых нитей, которые пронизывают цитоплазму и направляются к десмосомам, соединяющим клетку с ее соседями. Обратите внимание, что между соседними клетками есть открытые каналы, позволяющие питательным веществам свободно диффундировать через метаболически активные слои эпидермиса. Ближе к его поверхности, на уровне зернистых клеток, имеется водонепроницаемый барьер, образованный, по-видимому, изолирующим веществом, который эти клетки выделяет из особых пузырьков:*

1 – кератиновые филаменты; 2 – десмосома, соединяющая две клетки; 3 – открытый канал (по Р.В.Крстичу)

образованной мертвыми клетками, которые не содержат органоидов, а заполнены плотно упакованным кератином. Мертвые клетки образуют роговой слой, при этом клетки в нем настолько уплощены, что в световом микроскопе невозможно различить даже границ между клетками. Однако если эпидермис выдержать в растворе

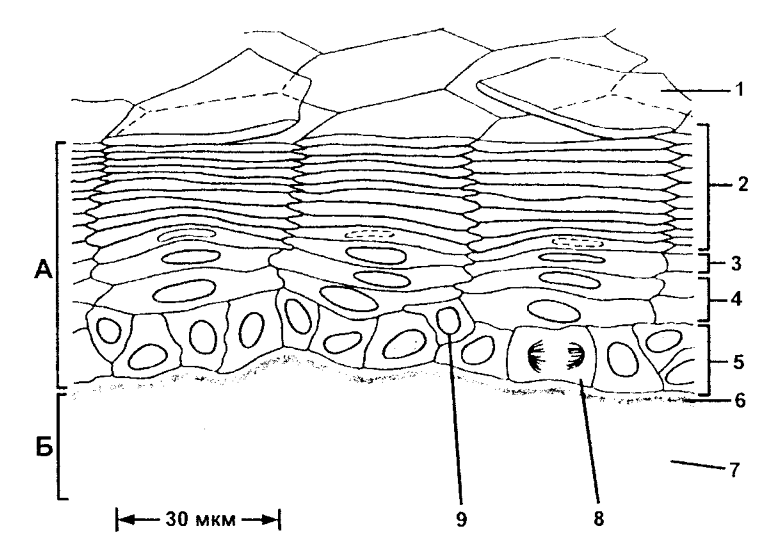


Рис. 366. *Пролиферативные единицы, или колонки, в эпидермисе тонкой кожи. Эта структура выявляется при набухании ороговевших чешуек в растворе, содержащем NaOH. Такая организация в виде колонок свойственна лишь тонким участкам эпидермиса:*

А – эпидермис; Б – дерма; 1 – чешуйка, готовая отделиться от поверхности; 2 – ороговевшие чешуйки; 3 – слой гранулярных клеток; 4 – слой шиповатых клеток; 5 – слой базальных клеток; 6 – базальная мембрана; 7 – соединительная ткань дермы; 8 – делящаяся базальная клетка; 9 – периферическая базальная клетка, переходящая в слой шиповатых клеток (по Б. Албертсу и соавт.)

NaOH, то клетки набухнут и станут заметными колонки эпидермиса, демонстрирующие направление миграции детерминированных клеток в процессе дифференцировки (рис. 366). Такие колонки называются пролиферативными единицами эпидермиса.

Производными эпидермиса являются многие структуры: волосы, когти, ногти (отличаются от когтей тем, что они уплощены), копыта, рога (за исключением рогов оленей, которые имеют мезодермальное происхождение), чешуи, иглы. Кроме того, эпидермис образует различные кожные железы. Рога оленей целиком состоят из костной ткани, что отличает их от рогов других млекопитающих (рис. 367).

Волосы покрывают почти всю поверхность кожи, образуя характерный для млекопитающих волосяной

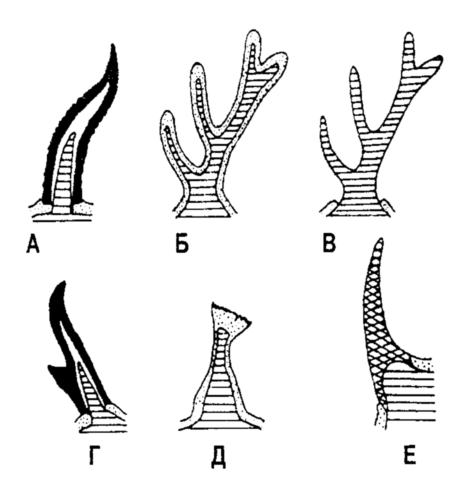
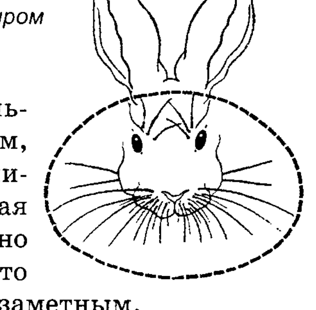


Рис. 367. *Схемы рогов разных типов в продольном разрезе. Рога обращены передней стороной влево:*
А – настоящий рог, такой, как у коровы или овцы; Б – олений рог, покрытый кожей, когда рога завершают свой рост, эта кожа отмирает и отпадает; В – тот же рог без кожи; Г – рог вилорога; Д – рог жирафа; Е – рог носорога. На всех рисунках костный отросток черепа заштрихован, кожа покрыта точками, роговое вещество зачернено, а непарный рог носорога покрыт сеткой (по А. Ромеру и соавт.)

покров, отсутствие волос у некоторых форм (например, ящеров, броненосцев, китов, дельфинов) носит вторичный характер. Различают несколько типов волос. Длинные, толстые и жесткие волосы – остевые – защищают кожу от повреждений, а также позволяют воде легко скатываться с тела животного, не смачивая его. Поэтому остевые волосы обычно располагаются к поверхности кожи под наклоном, чаще всего направленным назад и вниз, но у ленивцев, которые большую часть времени висят на ветвях дерева вниз спиной, волосы направлены от брюшной стороны к спинной и не препятствуют во время тропических ливней потокам воды стекать с тела. Пуховые волосы короче и мягче, у большинства млекопитающих они составляют основу волосяного покрова. Густой подшерсток задерживает вблизи кожи много воздуха, способствуя согреванию тела, поэтому пуховые волосы хорошо развиты у форм, обитающих в условиях длительных холодов. Специализированными волосами являются очень толстые и жесткие вибриссы, которые расположены на голове и выполняют функцию осязания (рис. 368).

Как и перьевой покров птиц, волосяной покров млекопитающих периодически меняется в ходе линек, которые обычно носят сезонный характер. Летняя и зимняя шерсть имеет неодинаковые свойства. В частности,

Рис. 368. *Схема расположения чувствительных полос (вибрисс) на морде кролика с очерченной пунктиром «осязательной зоной» (по С. П. Наумову)*



зимний мех более густой, отдельные волоски длиннее, чем летом, кроме того, для многих млекопитающих характерна определенная сезонная окраска шерсти, обычно сходная с окружающим фоном, что позволяет животному быть малозаметным.

На дистальных фалангах пальцев большинства млекопитающих в зависимости от образа жизни развиваются когти, ногти или копыта. Уплощенные ногти характерны, в частности, для человекообразных обезьян, острые, загнутые когти необходимы лазающим животным и хищникам для удержания добычи. Копыта имеют то же происхождение, но они значительно мощнее и развиваются не на всех, а на двух (у парнокопытных) или одном (у непарнокопытных) пальце. Форма копыта у разных видов различна и зависит от условий жизни, например, если животное часто перемещается по мягкой почве или снегу, копыто широкое с большой площадью поверхности опоры для уменьшения давления на грунт, напротив, у горных копытных копыто узкое, что позволяет удерживаться на каменистых склонах.

Рога баранов, антилоп и быков также происходят из эпидермиса, они находятся на костной основе, сросшейся с лобными костями.

Для кожи млекопитающих характерно большое количество разнообразных желез эктодермального происхождения. Основными являются *потовые* и *сальные* железы. Потовые железы выделяют жидкость, состоящую из воды и растворенных в ней веществ (главным образом, неорганические соли и мочевина), компоненты секрета этих желез поступают в них из близлежащих кровеносных сосудов и тканевой жидкости.

Наряду с выделением продуктов обмена, другая главная задача потовых желез состоит в предохранении

от перегревания тела, что основывается на уникальных свойствах воды. Напомним, что поляризованные молекулы воды (диполи) за счет взаимного притяжения посредством водородных связей образуют очень прочную молекулярную сеть. Для того чтобы молекулы смогли покинуть эту сеть, необходимо разорвать водородные связи (силы взаимного притяжения молекул воды, возникшие из-за разной электроотрицательности кислорода и водорода), что требует привлечения значительного количества энергии извне. Именно это свойство воды – высокая теплота испарения – лежит в основе охлаждения организма за счет пота. При этом жидкий пот, основу которого составляет вода, выделяясь на поверхность кожи, испаряется и отнимает у организма избыточное тепло, эффективно охлаждая его. При повышении температуры окружающей среды потовые железы функционируют более интенсивно, а при снижении количество выделяемого пота уменьшается.

Разумеется, процесс потообразования очень сложен и регулируется вегетативной нервной системой, которая оптимизирует количество и состав выделяемого пота в соответствии с нуждами организма. Особенно совершенна такая регуляция у видов, обитающих в суровых условиях регулярной засухи, например в пустыне. В частности, у верблюда при температуре +37°С на 100 $см^2$ кожи испаряется 3 мг/мин, при +45°С – 15 мг/мин, а при +50°С – 25 мг/мин. Столь небольшое количество выделяемого пота позволяет верблюду экономить воду, поэтому животные, которые не привыкли к таким условиям, оказавшись в пустыне, быстро бы погибли от потери воды.

Количество потовых желез у разных видов неодинаково, например, их много у лошадей, но очень мало у собак и кошек и совершенно отсутствуют у китообразных (что в общем-то понятно, поскольку в водной среде испарение невозможно).

Сальные железы обычно открываются в волосяную сумку, их секрет покрывает тонким слоем волосы, придавая им водоотталкивающие свойства, кроме того, слой жира покрывает снаружи эпидермис.

И потовые и сальные железы могут видоизменяться. Часто пот имеет запах, причем характерный для определенного вида, кроме того, запах самцов отличается от запаха самок, поэтому секрет потовых желез имеет также важное значение в коммуникациях между особями, а хищникам позволяет легко отыскать добычу (во многом поэтому у них так хорошо развито обоняние). Иногда потовые железы, расположенные в определенных участках, видоизменяются в *пахучие*, которые выделяют сильно пахнущий секрет. Некоторые пахучие железы также являются видоизмененными сальными железами, иногда имеет место объединение в пахучих железах потовых и сальных желез. Лучше всего пахучие железы развиты у скунса, россомахи, ондатры, выхухоли и многих других животных.

Особенно важное значение имеют *млечные*, или *молочные*, железы, которые представляют собой видоизмененные потовые железы. Эти железы в полной мере развиты только у самок, причем функционируют они лишь определенное время после рождения детенышей (в период лактации). Выделяемый млечными железами секрет – молоко – служит основной (часто единственной) пищей на ранних стадиях постнатального развития детенышей млекопитающих, что и дало название всему классу. Выводные протоки млечных желез у большинства млекопитающих открываются на сосках, количество которых у разных видов неодинаково (например, у обезьян, овец, слонов и др. по два соска, а у мелких грызунов, насекомоядных и др. – до 24), но, как правило, это четное число. Только у однопроходных соски отсутствуют, при этом молоко выделяется на поверхность тела и детеныши его попросту слизывают.

Скелет млекопитающих имеет типичное для высших позвоночных строение (рис. 369). Позвоночный столб образован *платицельными* позвонками с плоскими сочленовными поверхностями (см. т. 1, рис. 142 и рис. 370), между которыми располагаются *межпозвоночные диски*. У млекопитающих четко различаются пять отделов позвоночного столба: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Шейный отдел

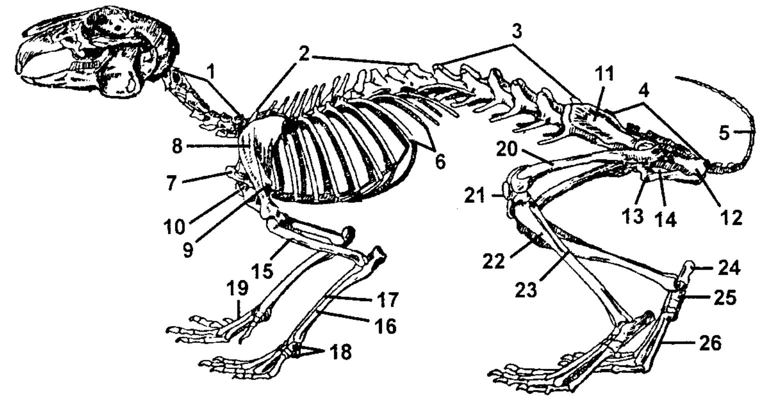


Рис. 369. *Скелет кролика:*
1 – шейные позвонки; 2 – грудные позвонки; 3 – поясничные позвонки; 4 – крестец; 5 – хвостовые позвонки; 6 – ребра; 7 – рукоятка грудины; 8 – лопатка; 9 – акромиальный отросток лопатки; 10 – коракоидный отросток лопатки; 11 – подвздошный отдел безымянной кости; 12 – седалищный отдел той же кости; 13 – лобковый отдел той же кости; 14 – запирательное отверстие; 15 – плечо; 16 – локтевая кость; 17 – лучевая кость; 18 – запястье; 19 – пястье; 20 – бедро; 21 – коленная чашечка; 22 – большая берцовая кость; 23 – малая берцовая кость; 24 – пяточная кость; 25 – таранная кость; 26 – плюсна (по Брэму)

у подавляющего большинства видов состоит из семи позвонков, лишь ламантин (шесть шейных позвонков) и различные ленивцы (от шести до десяти позвонков) являются исключениями. Первые два позвонка имеют особое значение, они образуют атланто-осевой комплекс, который обеспечивает подвижность головы. Затылочная кость черепа сочленяется с атлантом посредством двух затылочных мыщелков (напомним, что у земноводных также имеется два мыщелка, тогда как у рептилий и

Рис. 370. *Позвонки лисицы (вид спереди):*
А – шейный позвонок; Б – грудной позвонок; 1 – тело позвонка; 2 – верхняя дуга; 3 – остистый отросток; 4 – сочленовные поверхности верхних дуг (для сочленения соседних позвонков); 5 – канал для спинного мозга; 6 – поперечный отросток; 7 – рудимент шейного ребра; 8 – ребро; 9 – отверстие для кровеносных сосудов; 10 – головка ребра; 11 – бугорок ребра (по Н.Н. Карташеву и соавт.)

птиц – только один). Как и у птиц, поперечные отростки, срастясь с рудиментарными шейными ребрами, образуют характерные для шейных позвонков отверстия в поперечных отростках, через которые по всей длине шеи проходит позвоночная артерия, питающая головной мозг.

Таким образом, длина шеи зависит не от количества позвонков, а от длины их тел. Наиболее длинная шея у копытных (вспомните жирафа!) и у хищных, для которых подвижная голова особенно важна. Между тем животные, ведущие подземный образ жизни (например, крот, цокор и др.), постоянно находятся в относительно узких норах, поэтому шея у них, как правило, короткая и малоподвижная.

Грудной отдел состоит из большего числа позвонков – от 9 до 24 у разных видов. Например, у клюворылого кита их 9, у лисицы – 13, а у ленивцев холоепусов – 24. Грудные позвонки отличает более крупное тело, но главное – к каждому из них присоединяется по паре ребер, состоящих из костного и хрящевого отделов. Каждое ребро своей костной головкой сочленяется с телом позвонка (см. рис. 370), а бугорком – с поперечным отростком. Костное тело ребра переходит в хрящевой отдел, который у передних ребер (истинные ребра) соединяется с грудиной, другие ребра до грудины не доходят (ложные ребра). Грудина представляет собой плоскую кость, состоящую из трех отделов: расширенного переднего – рукоятки, среднего – тела и заднего – мечевидного отростка, который обычно остается хрящевым.

Грудные позвонки, ребра и грудина в совокупности образуют хорошо выраженную грудную клетку, которая надежно защищает органы дыхания, сердце, крупные кровеносные сосуды и обеспечивает реберный тип дыхания. Жесткая грудная клетка делает грудной отдел позвоночного столба малоподвижным (особенно у крупных форм), этому также способствуют остистые отростки грудных позвонков, которые резко направлены назад и черепицеобразно накладываются друг на друга.

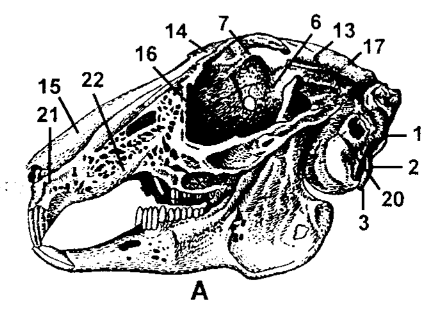
Поясничные позвонки наиболее мощные, они несут рудиментарные ребра, срастающиеся с поперечными отростками. Количество позвонков в этом отделе у разных

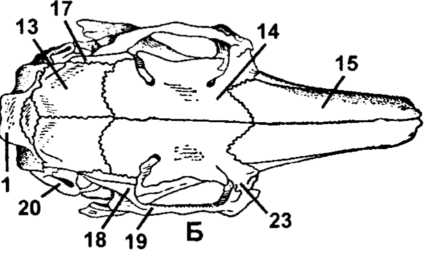
видов млекопитающих варьирует от 2 до 9 (например, у лисицы их 7). Межпозвоночные диски здесь наиболее толстые, поэтому поясничный отдел у млекопитающих очень подвижен.

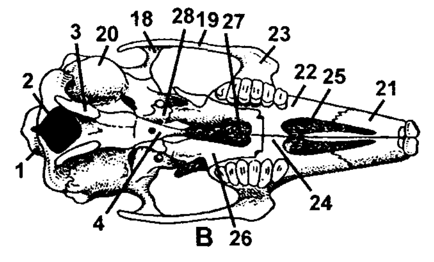
Крестцовые позвонки срастаются между собой, образуя единую кость – крестец, поэтому этот отдел неподвижен. Количество позвонков в крестце чаще всего 4, однако их может быть 3 (например, у хищных), 2 (у утконоса) или более 4 (до 10), но истинно крестцовыми являются только первые два позвонка, тогда как все остальные представляют собой хвостовые позвонки, сросшиеся с крестцом.

Численность хвостовых позвонков у разных млекопитающих широко варьирует. У длиннохвостого ящера 49 хвостовых позвонков, у кролика – их 15, у лисицы – 19, а у человекообразных обезьян все хвостовые позвонки срастаются в одну кость – копчик (например, у гиббона он образован тремя сросшимися хвостовыми позвонками).

Значение хвостового отдела для млекопитающих может быть весьма велико. Например, для паукообразных и некоторых других обезьян хвост выполняет функцию пятой конечности, в частности, животное может с помощью него висеть на ветке дерева, манипулируя при этом совершенно свободными конечностями, так же поступают древесный дикобраз и многие другие древесные млекопитающие. Для других хвост представляет собой балансир во время бега или прыжка, кенгуру во время прыжка использует свой мощный хвост в качестве опоры. В хвосте может откладываться жир, например у сусликов. Хвост белки покрыт тонкой шкурой, поэтому, если хищник хватает за него, кожа разрывается и шкурка, как чулок, соскальзывает с хвостового стержня, давая возможность зверьку спастись. Многие копытные отмахиваются хвостом от мух и других насекомых, а бегемот по не совсем понятным причинам быстрыми пропеллерообразными движениями короткого хвоста разбрызгивают свои экскременты в момент дефекации на большое расстояние. Для многих видов хвост позволяет выразить эмоции, например,







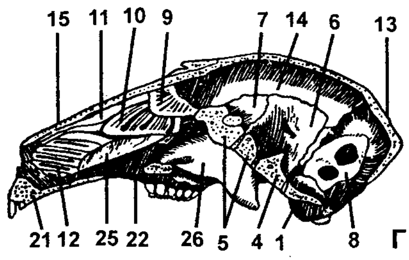


Рис. 371. *Череп кролика:*
I – сбоку; II – сверху; III – снизу; IV – сагиттальный разрез; 1 – затылочная кость; 2 – затылочное отверстие; 3 – затылочный мыщелок; 4 – основная клиновидная кость; 5 – переднеклиновидная кость; 6 – крылоклиновидная кость; 7 – глазоклиновидная кость; 8 – каменистая кость; 9 – решетчатая кость; 10 – обонятельные раковины; 11 – носовая раковина; 12 – челюстные раковины; 13 – теменная кость; 14 – лобная кость; 15 – носовая кость; 16 – слезная кость; 17 – чешуйчатая кость; 18 – скуловой отросток чешуйчатой кости; 19 – скуловая кость; 20 – барабанная кость; 21 – межчелюстная кость; 22 – верхнечелюстная кость; 23 – скуловой отросток верхнечелюстной кости; 24 – нёбный отросток верхнечелюстной кости; 25 – сошник; 26 – нёбная кость; 27 – хоаны; 28 – крыловидная кость (по Паркеру)

собака, виляя хвостом, демонстрирует радость, а кошки, наоборот, размахивают хвостом в момент ярости.

Череп млекопитающих имеет ряд особенностей (рис. 371). Прежде всего он полностью окостеневает и у взрослых особей не содержит хрящевых элементов. Для млекопитающих характерно срастание отдельных костей черепа в более крупные костные образования, мозговой отдел срастается с висцеральным. В итоге череп млекопитающих, по существу, состоит из сплошного костного

монолита, отдельные элементы которого соединены между собой только неподвижно (синхондрозы, которые постепенно заменяются синостозами, и швы). Исключением является нижняя челюсть, которая подвижно соединяется с височной костью мозгового черепа посредством височно-нижнечелюстного сустава. Подъязычная кость вообще непосредственно не сочленена с черепом и связывается с ним посредством надподъязычных мышц. Отдельную группу костей составляют слуховые косточки, расположенные в полости среднего уха. Еще раз напоминаем, что все остальные кости мозгового и висцерального черепа неподвижно срастаются между собой посредством непрерывных соединений.

Мозговой череп представлен парными и непарными костями. Затылочные кости большинства млекопитающих срастаются в единую кость, на ее наружной поверхности по бокам имеются два затылочных мыщелка для сочленения с первым шейным позвонком. Кроме того, в затылочной кости имеется большое затылочное отверстие.

Крышу черепа образуют парные лобные и теменные кости, которые являются накладными. Между затылочной и обеими теменными костями находится непарная межтеменная кость. Боковые стенки черепа формируются парными височными костями, которые возникли путем срастания чешуйчатой, каменистой и барабанной костей, превратившихся в ее отделы. Каменистая кость образуется сросшимися ушными костями, барабанная кость имеется только у млекопитающих, возможно, она гомологична угловой кости рептилий, в этой кости располагается среднее ухо. От чешуйчатого отдела вперед и кнаружи отходит скуловой отросток, который впереди соединяется со скуловой костью, та, в свою очередь, впереди соединяется со скуловым отростком верхней челюсти. Таким образом формируется характерная для млекопитающих скуловая дуга, которая является височной дугой смешанного типа, поэтому такой череп относится к синапсидному типу. Скуловая дуга ограничивает снаружи глазницу.

Основание черепа в задней части сформировано основной и боковыми частями затылочной кости, кпереди

от нее располагается основная клиновидная кость, а впереди нее – узкая переднеклиновидная кость. Основная клиновидная кость по бокам срастается с крылоклиновидными костями, а переднеклиновидная также по бокам срастается с парной крыловидной, или глазоклиновидной, костью. У человека все перечисленные кости (кроме затылочной) срастаются в единую и очень сложную клиновидную кость. Впереди переднеклиновидной кости вертикально располагается непарная решетчатая, или обонятельная, кость, от боков которой отходят обонятельные раковины.

Висцеральный отдел черепа представлен верхней и нижней челюстями, а также подъязычным аппаратом. Верхние челюсти сформированы парными костями: межчелюстными, расположенными спереди, и значительно более крупными верхнечелюстными. Их нёбные отростки совместно с нёбными костями формируют твердое костное нёбо, которое разделяет носовую и ротовую полости млекопитающих. При этом хоаны открываются позади нёбных костей, что исключает попадание пищевых масс в носовую полость. Нижняя челюсть устроена еще проще – ее образуют только парные зубные кости, которые спереди неподвижно срастаются друг с другом. Напомним, что нижняя челюсть представляет собой единственную подвижную кость черепа млекопитающих, которая соединяется височно-нижнечелюстным суставом с чешуйчатой частью височной кости.

Характерные для нижней челюсти других позвоночных квадратная и сочленовная кости у млекопитающих находятся в полости среднего уха, где выполняют функции слуховых косточек – сочленовная кость видоизменилась в молоточек, а сочленовная – в наковальню. Таким образом, в среднем ухе млекопитающих находится не одна слуховая косточка (стремечко), как у всех остальных четвероногих, а три (молоточек, наковальня и стремечко), подвижно соединенные между собой суставами.

Подъязычный аппарат представлен подъязычной костью, состоящей из тела и двух пар рожек, из которых передняя пара гомологична нижней части подъязычной дуги, а задняя пара – первой жаберной дуге.

Подъязычная кость располагается между над- и подподъязычными мышцами и обеспечивает согласованные движения глотки и гортани.

Добавочный скелет имеет следующее строение. Пояс передней конечности (плечевой пояс) образован лопаткой и ключицей. Лопатка представляет собой плоскую кость с большой поверхностью для прикрепления мышц плечевого пояса. По дорзальной поверхности лопатки проходит ость, которая латерально переходит в вырост – акромион. Самостоятельный коракоид имеется только у однопроходных (утконоса, ехидны), но у всех остальных он срастается с лопаткой, образуя клювовидный отросток. Ключица имеется не у всех млекопитающих, а только у тех, у кого плечевой сустав является многоосным, т.е. способен совершать движения вокруг трех осей, например приматов, грызунов, зайцеобразных, рукокрылых, насекомоядных, сумчатых. Животные, у которых движения в плечевом суставе осуществляются преимущественно вокруг одной оси, ключицы не имеют, например у большинства хищных, хоботных, копытных, китообразных.

Свободная конечность имеет типичное строение пятипалой конечности: плечо образовано плечевой костью, предплечье – локтевой и лучевой, кисть состоит из запястья, пясти, фаланг пальцев. У летучих мышей все пальцы, кроме I, сильно удлинены, между ними натянута кожистая перепонка крыла.

Пояс нижних конечностей (тазовый пояс) у большинства млекопитающих состоит из парных тазовых, или безымянных, костей, соединенных на брюшной стороне тела посредством симфиза. Каждая из тазовых костей образуется в результате сращения трех костей: подвздошной, седалищной и лобковой. Поскольку лобковые кости, соединяясь между собой, образуют симфиз, таз у млекопитающих относится к закрытому типу.

Скелет свободной задней конечности состоит из бедра (бедренная кость), голени (большая и малая берцовые кости) и стопы (кости предплюсны, плюсны и фаланг пальцев). У млекопитающих локтевой сустав,

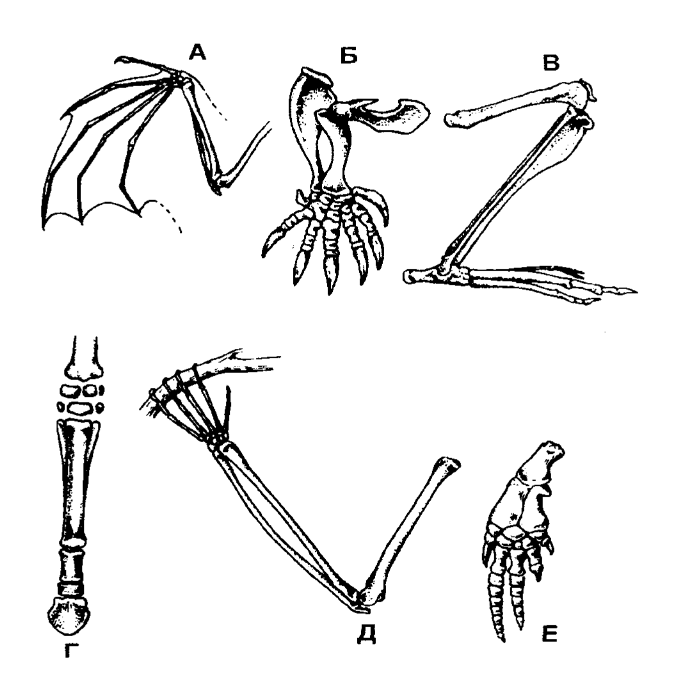


Рис. 372. *Разнообразие строения конечностей млекопитающих: А – летучая мышь; Б – крот; В – кенгуру; Г – лошадь; Д – орангутан; Е – дельфин (по С.И. Левушкину и соавт.)*

соединяющий кости плеча и предплечья, направлен назад, а коленный сустав, соединяющий кости бедра и голени, – вперед (этот сустав укрепляет самая крупная сессамовидная кость – надколенник).

Несмотря на сходную общую схему строения свободных конечностей, разные виды имеют немало особенностей (рис. 372). Как уже упоминалось выше, пальцы кисти летучей мыши сильно удлинены, что связано с полетом. У водных млекопитающих дистальные отделы конечности также удлинены (кости пясти, плюсны и фаланги пальцев) при укороченных проксимальных отделах (плечо и предплечье, бедро и голень). Однако у наземных млекопитающих все наоборот – проксимальные отделы длиннее. При этом строение конечности зависит от образа жизни, например, у роющих видов конечность становится мощной и короткой. Млекопитающие, которые бегают относительно медленно,

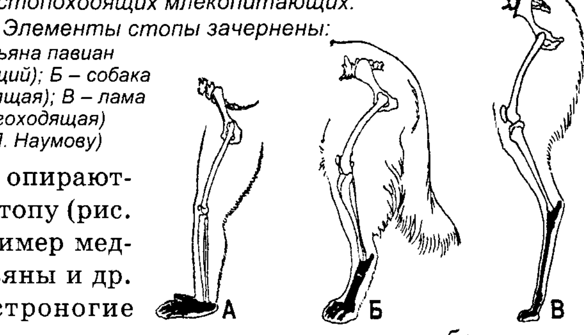


Рис. 373. *Задние конечности пальце- и стопоходящих млекопитающих. Элементы стопы зачернены:*
А – обезьяна павиан (стопоходящий); Б – собака (пальцеходящая); В – лама (фалангоходящая) (по С. П. Наумову)

при ходьбе опираются на всю стопу (рис. 373), например медведи, обезьяны и др. Более быстроногие звери опираются на пальцы, например собака, волк, лисица, шакал, кошачьи. Наконец самые быстрые бегуны опираются на фаланги пальцев, при этом количество пальцев у них уменьшается до двух – III и IV пальцы (у парнокопытных) или до одного – III палец (у непарнокопытных). Конечности млекопитающих располагаются под туловищем, а не по бокам его, как у пресмыкающихся, что позволяет поддерживать тело над поверхностью земли и делает перемещение более эффективным.

Мышечная система млекопитающих очень сложна, поскольку включает в себя большое количество четко дифференцированных мышц. Как и у птиц, наиболее мощные мышцы дистального отдела свободной конечности часто вынесены на более крупные кости предплечья или голени, тогда как к фалангам пальцев направляются лишь сухожилия (так, например, происходит у приматов). Мышцы пояса передней конечности прикрепляются к костям плечевого пояса и грудной клетки, мышцы пояса задней конечности прикрепляются, главным образом, к костям таза, а не хвостовых позвонков, как у пресмыкающихся. Важной особенностью скелетной мускулатуры млекопитающих является наличие у них куполообразной *диафрагмальной мышцы*, которая разделяет грудную и брюшную полости. Интересно, что эта мышца происходит от мышц шеи, но в период эмбрионального развития перемещается далеко назад, увлекая за собой кровеносные сосуды и нервы, обеспечивающие ее жизнедеятельность.

У млекопитающих хорошо развита подкожная мускулатура, иногда она образует под кожей сплошной слой (остатком такой мускулатуры являются прекрасно развитые мимические мышцы головы и малофункциональная подкожная мышца шеи человека). Подкожная мускулатура смещает участки кожи, поднимает шерсть (ощетинивание), иглы (у ежей и дикобразов), осуществляет движение вибрисс. Основа губ и щек образована подкожными мышцами.

Пищеварительная система млекопитающих отличается особой сложностью и многообразием частных особенностей, которыми обладает тот или иной вид. Ротовая полость ограничена спереди подвижными губами (они отсутствуют у однопроходных и китообразных), с боков – щеками, сверху – нёбом, снизу – диафрагмой рта, задняя стенка отсутствует и через широкое отверстие зева ротовая полость сообщается с глоткой. Для млекопитающих характерно разделение ротовой полости на преддверие (пространство между губами и зубами) и собственно ротовую полость (все остальное пространство), в которой находится язык. У грызунов, приматов и некоторых других млекопитающих преддверие ротовой полости настолько обширно, что образует защечные мешки. Однако не у всех млекопитающих губы располагаются впереди зубов, у некоторых видов (например, слепыша, слепушонка) все обстоит как раз наоборот – губы находятся позади зубов и предохраняют ротовую полость от попадания в нее комьев земли, когда животное прогрызает зубами свои норы в плотной почве (рис. 374).

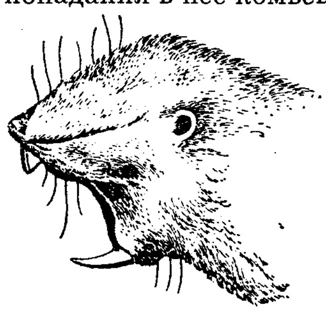


Рис. 374. *Голова гигантского слепыша (по С. П. Наумову)*

В альвеолах верхних и нижней челюстей располагаются зубы (текодонтная зубная система), причем для млекопитающих характерна *гетеродонтность*, т.е. имеет место морфологическое разделение зубов на функциональные группы. Различают резцы,

имеющие долотообразный режущий верхний край коронки, клыки, с заостренной конической коронкой, предкоренные (малые коренные, ложные коренные, моляры), с жевательной поверхностью и бугорками на ней, коренные (моляры), у которых жевательная поверхность обширнее и больше бугорков.

Для разных видов млекопитающих характерен определенный набор зубов, графическая запись которого называется *зубной формулой*. В ней цифрами указывают количество зубов каждого типа на одной верхней челюсти и половине нижней челюсти, например, зубная формула волка:

$$i\frac{3}{3};\ c\frac{1}{1};\ pm\frac{4}{4};\ m\frac{2}{3} = 42;$$

зубная формула кролика:

$$i\frac{2}{1};\ c\frac{0}{0};\ pm + m\frac{6}{5} = 28.$$

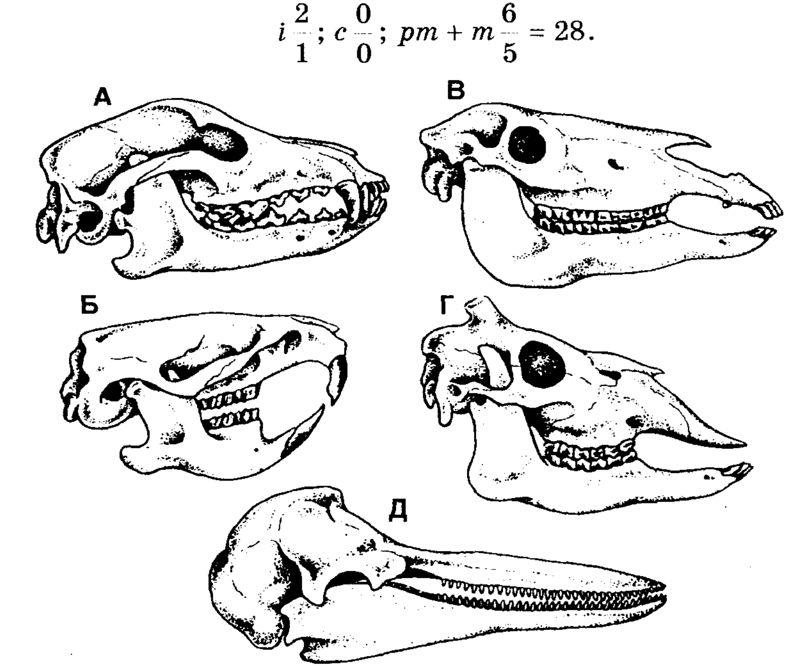


Рис. 375. *Различные типы зубных систем млекопитающих: А – хищник; Б – грызун; В – непарнокопытное; Г – парнокопытное; Д – дельфин (по С. И. Левушкину и соавт.)*

Рис. 376. *Зубы верхней челюсти различных хищных млекопитающих: c – клык; p – премоляр (малый коренной); m – моляр (большой коренной). Цифры обозначают порядковый номер конкретного зуба. Хищнические зубы – p_1 (они характерны для зубной формулы хищных). I – собака; II – медведь; III – куница; IV – барсук; V – ихневмон (сем. виверры); VI – гиена; VII – лев (по Огневу, с изменениями и дополнениями)*

Набор зубов всегда зависит от образа жизни животного (рис. 375), при этом виды, сходные по типу питания, обычно имеют похожие зубные формулы и одинаковую форму зубов каждого типа (рис. 376). У млекопитающих смена зубов чаще всего происходит один раз в жизни – ранние (молочные) зубы сменяются постоянными (напомним, что у низших позвоночных, например акул, зубы меняются неограниченно часто). У грызунов резцы растут всю жизнь, поэтому животное вынуждено даже периодически грызть твердые предметы, чтобы сточить зубы до оптимальной длины.

Малодифференцированные зубы имеют насекомоядные (землеройка, крот, выхухоль и др.) и неполнозубые (броненосцы, муравьеды, ленивцы), причем у последних зубы лишены эмали и корней или могут даже вообще отсутствовать. Зубы отсутствуют также у ящеров. У китообразных отмечается вторичное изменение зубов, при этом у зубатых китов (кашалотов), а также различных дельфинов они многочисленные,

но одинаковые, а у усатых китов (синего кита, финвала, сейвала и др.) отсутствуют.

Дифференцированные зубы обеспечивают млекопитающим значительные преимущества перед другими классами позвоночных, поскольку позволяют им не только отрывать куски пищи, но и *пережевывать* их до гомогенной массы, что в значительной степени облегчает пищеварение и ускоряет процесс усвоения питательных веществ.

У млекопитающих хорошо развит язык, посредством которого животные схватывают пищу (например, бычьи, жирафы, муравьеды и др.), пьют (лакают), перемешивают пищевые массы в ротовой полости, передвигают пищевой комок в глотку и т.д. Длина языка очень широко варьирует, например, у жирафа он более полуметра, а у гуанако настолько мал, что животное не может даже как следует вылизать своего детеныша.

Слюнные железы у разных видов млекопитающих развиты неодинаково. Наиболее значительны они у жвачных (например, корова в течение суток выделяет до 56 л слюны), тогда как у китообразных вообще не развиты. Слюна млекопитающих содержит ферменты, расщепляющие углеводы (амилазу и мальтазу), поэтому в ротовой полости происходит не только механическая, но и частично химическая переработка пищи. У летучих мышей вампиров в слюне растворены антикоагулянты, препятствующие свертыванию в ранке крови, которой они питаются, слюна некоторых землероек токсична.

Глотка дифференцирована на три отдела: носоглотка (проводит только воздух), ротоглотка (проводит воздух и пищу) и гортаноглотка (проводит только пищу). Пищевод у млекопитающих хорошо развит, его длина соотносится с длиной шеи. Желудок всегда четко дифференцирован от соседних отделов пищеварительного тракта. У большинства видов желудок делится на несколько отделов, что связано с характером питания (рис. 377, 378).

Наиболее сложно устроен желудок жвачных, состоящий из четырех отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга (рис. 379). Пережеванная и пропитанная слюной пища из пищевода сначала попадает в рубец, имеющий

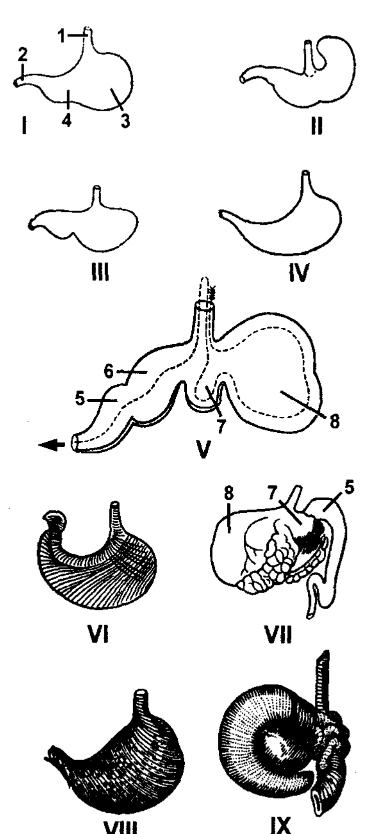


Рис. 377. *Различные формы желудков млекопитающих:*
I – собаки; II – крысы; III – мыши; IV – куницы; V – жвачного (пунктирная стрелка указывает направление движения пищи); VI – человека; VII – верблюда; VIII – ехидны; IX – трехпалого ленивца; 1 – пищевод; 2 – кишка; 3 – кардиальный отдел желудка; 4 – его пилорический отдел; 5 – сычуг; 6 – книжка; 7 – сетка; 8 – рубец

на внутренней поверхности стенок твердые выпуклости, где происходит ее брожение под действием живущих там бактерий. Мышечные сокращения стенок желудка перемещают пищевую массу из рубца в сетку, стенки которой имеют вид ячеек. Из сетки пища отрыгивается обратно в ротовую полость (этому способствует поперечнополосатая мускулатура стенок пищевода), где повторно тщательно пережевывается, орошается слюной, после чего вновь проглатывается. Проглоченная полужидкая пищевая масса из пищевода попадает в книжку (ее стенки имеют продольные складки), а из нее в сычуг. Такое строение

Рис. 378. *Схемы строения желудка:*
А – собаки; Б – крысы; В – хомяка; Г – лошади; Д – жвачного. Многослойный эпителий пищевода и пищеводного отдела желудка отмечен поперечными штрихами, область кардиальных желез – косыми штрихами, область желез дна желудка – пунктиром, область пилорических желез – крестиками

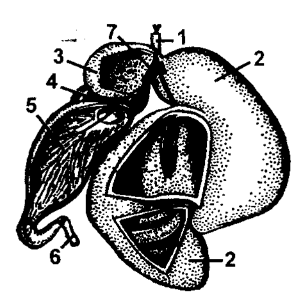


Рис. 379. *Вскрытый желудок овцы: 1 – пищевод; 2 – рубец; 3 – сетка; 4 – книжка; 5 – сычуг; 6 – двенадцатиперстная кишка; 7 – желобок*

желудка позволяет жвачным перерабатывать очень грубые корма, кроме того, бактерии рубца перевариваются вместе с растительной пищей, обеспечивая животное полноценным белком, в частности, свиньи, которые не являются жвачными, вынуждены искать дополнительные источники белка (для этого они поедают трупы мелких животных, разоряют гнезда птиц и т.п.).

Кишечник подразделяется на тонкую и толстую кишку, в тонкой кишке происходит расщепление полисахаридов (кроме целлюлозы), белков и жиров. В начальный отдел тонкой кишки – двенадцатиперстную кишку – открываются протоки печени (общий желчный проток) и поджелудочной железы (часто она не обособлена анатомической и диффузно располагается в толще брыжейки тонкой кишки), которые обычно предварительно объединяются в общий проток.

В толстой кишке происходит всасывание воды из переработанного химуса, формирование каловых масс и их накопление. У млекопитающих хорошо выражена слепая кишка, причем ее длина зависит от характера пищи, то же самое относится и ко всей толстой кишке в целом (рис. 380). Толстая кишка наиболее развита у растительноядных видов (например, у грызунов на его долю приходится до 53% от всей длины кишечника, а у хищных – до 22%). Особое значение для переработки целлюлозы имеет слепая кишка, поскольку животные не способны самостоятельно усваивать этот полисахарид. Однако микроорганизмы, населяющие слепую кишку, способны синтезировать нужные ферменты, следовательно, толстая кишка травоядных представляет собой своеобразное «микробиологическое производство», которое обеспечивает животное доступными соединениями.

Травоядные, у которых сбраживание происходит не в желудке, а в слепой кишке (например, зайцеобразные

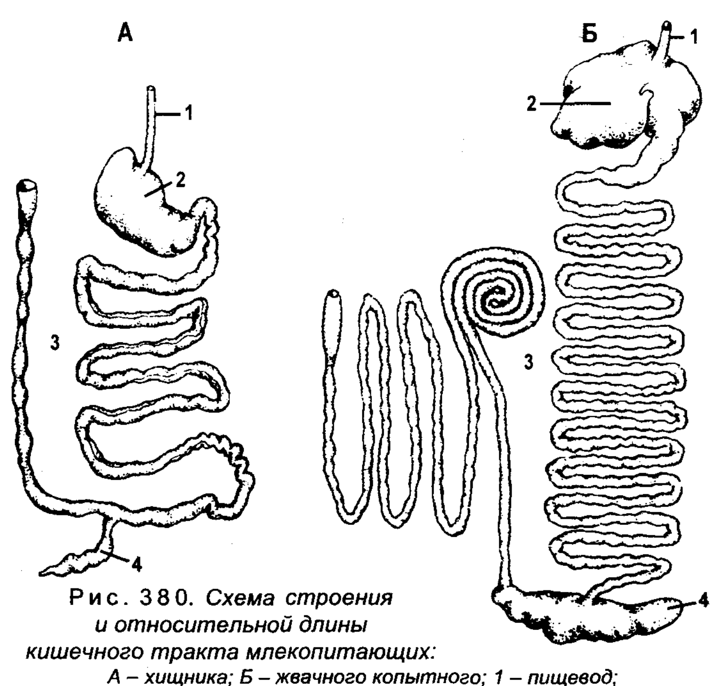


Рис. 380. *Схема строения и относительной длины кишечного тракта млекопитающих:*
А – хищника; Б – жвачного копытного; 1 – пищевод; 2 – желудок; 3 – кишечник; 4 – слепой вырост толстой кишки (по С. И. Левушкину и соавт.)

и многие грызуны), выделяют экскременты, в которых содержится много полезных веществ, поэтому животное обычно поедает этот помет. Когда помет повторно проходит через пищеварительный тракт, из помета всасываются нужные вещества, а неиспользованные шлаки удаляются во время дефекации. Коала выделяют в период кормления помет, богатый питательными веществами, которым кормят детеныша. Поедание экскрементов называется *копрофагией*.

Толстая кишка заканчивается прямой кишкой, которая у млекопитающих хорошо выражена, она открывается наружу анальным отверстием. У однопроходных (утконоса, ехидны) кишечник открывается в клоаку. Общая длина кишечника у млекопитающих всегда больше длины тела, например, у хищника ласки в 2,5 раза, а у травоядной овцы в 29 раз.

Дыхательная система представлена дыхательными путями и респираторным отделом. Дыхательные (воздухоносные) пути проводят воздух, очищают его от пылевых частиц и микроорганизмов, согревают и увлажняют, в респираторном отделе происходит газообмен между кровью и легочным воздухом. Слизистая оболочка воздухоносных путей (кроме глотки и части гортани) выстлана многорядным реснитчатым эпителием с большим количеством бокаловидных клеток, которые выделяют слизь, покрывающую снаружи слизистую оболочку. Биение ресничек гонит слизистый слой с прилипшими к нему пылевыми частицами по направлению к глотке, после чего эта слизь проглатывается.

Верхние дыхательные пути включают в себя носовую полость и часть глотки (носоглотку и ротоглотку), нижние – гортань, трахею и систему бронхов разного калибра. В носовой полости, которая у млекопитающих отделена от ротовой твердым нёбом, имеется система носовых ходов, благодаря которым поверхность полости значительно увеличивается. Именно там, главным образом, воздух нагревается, очищается и увлажняется, кроме того, в носовой полости имеется обонятельный отдел, выстланный сенсорным эпителием.

Гортань млекопитающих имеет более сложное строение, чем у других классов позвоночных, она выполняет две функции – проведение воздуха и голосообразующую. Стенки гортани укреплены не только перстневидным и черпаловидными хрящами, но и характерным для млекопитающих крупным щитовидным хрящом, кроме того, у млекопитающих имеется эластический хрящ – надгортанник, прикрывающий вход в гортань во время глотания пищевого комка. В гортани расположены голосовые складки, в толще которых имеются эластические голосовые связки, над ними находятся ложные голосовые складки, не содержащие эластических волокон.

Полость гортани разделена на три отдела: верхний – преддверие гортани (пространство от входа в гортань до ложных голосовых складок); средний – желудочки гортани (пространство между ложными и истинными голосовыми складками) и нижний – подголосовая область

(пространство, расположенное ниже голосовых складок, до нижнего края перстневидного хряща). Образование звука происходит при изменении натяжения голосовых связок и изменении расстояния между голосовыми складками (голосовой щели) за счет многочисленных мышц гортани (мышц, изменяющих натяжение голосовых складок, и мышц, изменяющих ширину голосовой щели). Остальные мышцы изменяют положение гортани как органа в целом (над- и подподъязычные мышцы) или изменяют положение надгортанника.

Стенки трахеи укреплены хрящевыми полукольцами, свободные концы которых закрыты мембраной, что весьма полезно, поскольку мембрана не мешает прохождению пищевого комка по расположенному позади трахеи пищеводу. Нижний конец трахеи делится на два бронха (главные, или бронхи первого порядка), которые проникают в ткань правого и левого легких и там многократно ветвятся на более мелкие бронхи, образуя в совокупности бронхиальное дерево. Мелкие бронхи называются бронхиолами. Стенки более крупных бронхов укреплены хрящами, но у самых мелких бронхиол хрящи отсутствуют, но снабжены более выраженной мускулатурой.

Морфофункциональной единицей легкого млекопитающих является легочный ацинус, который образуется в результате ветвления терминальной бронхиолы. При этом последовательно образуются респираторные бронхиолы I, II и III порядков, последние заканчиваются альвеолярными ходами, от которых отходят боковые выросты в виде мешочков с очень тонкими стенками – альвеолы. Пространство между ацинусами заполнено соединительной тканью – интерстицием. Газообмен в легких млекопитающих происходит в альвеолярных ходах и альвеолах, стенки которых густо оплетены кровеносными сосудами. Процесс газообмена подробно рассмотрен в разделе «Дыхательная система» человека (см. т. 1). Количество альвеол в легких млекопитающих очень велико, например, в легких ленивцев, которые отличаются своей малоподвижностью, имеется около 6 млн., а у подвижных хищных – около 300 – 500 млн.

Кроме газообмена, дыхательная система выполняет и другие функции, в частности, через легкие выделяются некоторые продукты обмена. Дыхательные пути участвуют в терморегуляции, например собак, кожа которых крайне бедна потовыми железами, при повышении температуры воздуха они начинают более глубоко дышать, при этом через широко раскрытую пасть активно испаряется слюна, охлаждая животное.

Дыхательные движения у млекопитающих осуществляются двумя способами: за счет изменения объема грудной клетки (реберное дыхание) и за счет деятельности диафрагмальной мышцы (диафрагмальное дыхание). Частота дыхательных актов у разных видов неодинакова, зависит от многих показателей: размера и состояния животного, физической нагрузки, образа жизни, внешней температуры (табл. 9) и др. Водные млекопитающие (ластоногие, китообразные) способны длительное время находиться под водой, например, кашалот – свыше часа.

Кровеносная система млекопитающих, как и птиц, характеризуется полным разделением артериальной и венозной крови, поэтому все органы (кроме печени) снабжаются чистой артериальной кровью. Четырехкамерное сердце состоит из двух предсердий и двух желудочков, при этом межжелудочковая перегородка млекопитающих не гомологична частичной перегородке, которая имеется в желудочке пресмыкающихся, а развивается совершенно другим путем. *Правая половина сердца, содержащая только венозную кровь, полностью изолирована от левой половины, в которой*

Таблица 9

Частота дыхания в 1 мин. у разных видов млекопитающих в зависимости от температуры внешней среды

(по Калабухову)

Виды животных	Температура внешней среды (в °С)				
	+5 – +10	+10 – +15	+15 – +20	+20 – +25	+25 – +30
Лисица	26	26	29	39	–
Медведь белый	15	15	25	30	–
Медведь черный	8	15	15	24	41
Марал	17	18	39	–	–
Верблюд	7	9	9	9	12

находится артериальная кровь. Венозный синус (пазуха) и артериальный конус в сердце млекопитающих отсутствуют. У млекопитающих два круга кровообращения: большой и малый, некоторые авторы выделяют и третий – сердечный круг.

Артериальная система большого круга кровообращения начинается с отходящей от левого желудочка единственной системной дуги аорты, которой у млекопитающих является левая дуга (напомним, что у птиц, наоборот, сохраняется только правая системная дуга аорты). Дуга аорты огибает левый бронх, поворачивает вниз и проходит через все туловище. Часть аорты, которая проходит через грудную клетку, называется грудной аортой, через специальное отверстие в диафрагме она проникает в брюшную полость и проходит ее в виде брюшной аорты. На всем протяжении аорта отдает артерии разной толщины к стенке тела (париетальные ветви) и к внутренним органам (висцеральные ветви), в области таза брюшная аорта разделяется на две мощные общие подвздошные артерии, каудально продолжается тонкая хвостовая артерия. Общие подвздошные артерии делятся на внутренние (снабжают кровью органы таза) и наружные (кровоснабжают задние конечности).

От верхней (передней) части дуги аорты обычно отходят три крупных сосуда: безымянная артерия (плечеголовной ствол), левая общая сонная и левая подключичная. Часто левая общая сонная артерия отходит от безымянной артерии. Короткая безымянная артерия вскоре делится на правую общую сонную и правую подключичную артерии. Общая сонная артерия (правая и левая) вскоре делится на две ветви – наружную (кровоснабжает преимущественно органы лицевого черепа) и внутреннюю (кровоснабжает головной мозг и орган зрения) сонные артерии. Подключичные артерии, в основном, кровоснабжают передние конечности, а также шею и стенку грудной клетки.

Венозная система. Венозная кровь от головы оттекает по наружным и внутренним яремным венам, которые с каждой стороны тела сливаются с соответствующей подключичной веной. В результате образуются

правая и левая передние полые вены. У некоторых видов обе передние полые вены самостоятельно впадают в правое предсердие, однако у большинства млекопитающих левая сливается с правой полой веной, которая и впадает в сердце. При этом левый кювьеров проток видоизменяется в коронарный синус, в который впадают собственные вены сердца, этот синус открывается непосредственно в правое предсердие.

Венозная кровь задней части тела в конечном итоге собирается в заднюю полую вену, которая образуется при слиянии хвостовой вены с подвздошными венами. По пути к сердцу задняя полая вена принимает в себя вены, идущие от внутренних органов, проходит через печень (но не участвует в образовании воротной системы печени), по выходу из нее принимает крупные печеночные вены, затем подходит к сердцу и впадает в его правое предсердие.

Воротная система почек у млекопитающих не образуется, зато у них присутствуют непарная и полунепарная вены, которые являются рудиментами задних кардинальных вен. Непарная вена самостоятельно впадает в переднюю полую вену, а полунепарная (левая непарная) обычно впадает в непарную (правую) вену.

Воротную систему печени образует только одна очень мощная воротная вена печени, которая образуется при слиянии венозных сосудов, несущих кровь от кишечника, поджелудочной железы и селезенки.

Малый круг не имеет существенных особенностей. От правого желудочка отходит легочный ствол, который вскоре делится на две легочные артерии – правую и левую. Каждая из них входит в одноименное легкое и распадается на сеть капилляров, оплетающих стенки альвеол, где происходит газообмен. Насыщенная кислородом артериальная кровь собирается в легочные вены, по которым кровь поступает в левое предсердие.

Кровеносная система млекопитающих отличается высоким сердечным индексом (см. табл. 3), относительно большой частотой сердечных сокращений, быстрым кровотоком, большим объемом циркулирующей крови (см. табл. 4), высоким давлением крови в сосудах

(например, у слона 120/90 мм рт. ст., у собаки – 112/56). Существенной особенностью крови млекопитающих является отсутствие ядер в зрелых эритроцитах, что весьма выгодно, поскольку позволяет заполнить объем клетки, который заполняло ядро, дополнительным количеством гемоглобина. В результате в 100 $см^3$ крови млекопитающих содержится 10 – 15 г гемоглобина, тогда как у рыб и амфибий – всего 5 – 10 г. Все это, наряду с высокоэффективной системой газообмена в альвеолах легких, делает уровень обменных процессов очень высоким (у млекопитающих и птиц скорость метаболизма примерно в 20 раз выше, чем у современных рептилий). Поскольку окислительно-восстановительные реакции, осуществляющиеся в клетках, являются экзотермическими, они сопровождаются выделением большого количества тепла. Поэтому млекопитающие, наряду с птицами, являются гомойотермными животными.

Лимфатическая система развита хорошо, она состоит из лимфатических капилляров и сосудов, которые проходят через лимфатические узлы. Основная масса лимфы впадает в кровеносное сосудистое русло в области яремных вен.

Выделительная система млекопитающих представлена двумя компактными тазовыми почками, расположенными в брюшной полости. Поверхность почки обычно гладкая, но у некоторых видов (например, китообразных) почки дольчатые. Вещество почки ясно делится на корковое и мозговое, имеющие разную окраску. На переднем конце почки располагается надпочечник, который является железой внутренней секреции и к почке функционального отношения не имеет.

Морфофункциональной единицей почки млекопитающих является нефрон маммального типа, т.е. между проксимальным и дистальным извитыми канальцами имеется петля Генле, которая участвует в концентрировании мочи (рис. 381). Более подробно о строении и функциях нефрона человека, а также механизме образования первичной мочи говорится в разделе «Мочевые органы» (см. т. 1). Для почек млекопитающих характерно очень большое количество нефронов, например,

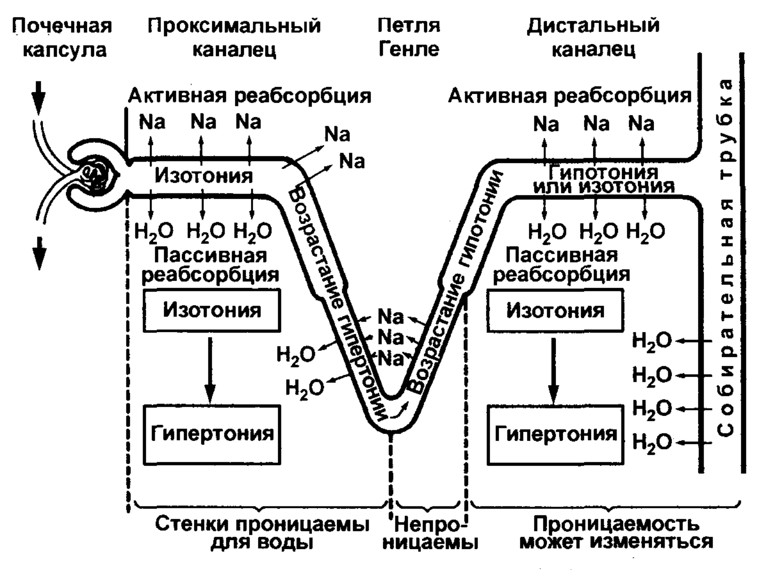


Рис. 381. *Схема функционирования концентрационного аппарата в почке млекопитающих (по Ноар)*

в обеих почках мыши насчитывается около 10 000 нефронов, а у кролика – 285 000.

Продуктом азотистого обмена у млекопитающих, в основном (на 68 – 91%), является мочевина, которая более токсична, чем мочевая кислота, но так как моча имеет относительно большой объем (по сравнению с рептилиями или птицами), то негативных последствий это не несет. Напомним, что обычно выделяется не какой-либо один тип продуктов обмена, а несколько, но один из них является основным, например, млекопитающие также выделяют мочевую кислоту, но ее количество незначительно (0,1 – 8%).

Вторичная моча собирается в почечной лохани, от которой начинается мочеточник, впадающий в мочевой пузырь. Он расположен в малом тазу и служит накоплению мочи. Моча выводится через мочеиспускательный канал, строение которого у самцов и самок неодинаково. У самцов мочеиспускательный канал объединен с дистальным отделом половых путей и проходит через

губчатое тело полового члена. У самок мочеиспускательный канал представляет собой самостоятельную короткую трубку, открывающуюся наружным отверстием мочеиспускательного канала в дистальный отдел влагалища – мочеполовой канал (видоизмененный мочеполовой синус). У однопроходных мочеточники впадают в мочеполовой синус, оттуда моча попадает в клоаку.

Кроме почек, выделительную функцию у млекопитающих выполняют легкие, кожа (потовые железы выделяют соли и мочевину) и толстая кишка. Однако таким образом выводится всего около 3% продуктов азотистого обмена.

Половая система. Мужская половая система состоит из парных семенников овальной формы, половых протоков, семенных пузырьков, предстательной железы и полового члена (рис. 382-А). Семенники у всех млекопитающих закладываются в брюшной полости, но только у однопроходных, отдельных неполнозубых и насекомоядных, слонов и китообразных они остаются там и у взрослых особей. У самцов других групп они через паховый канал выходят из брюшной полости, предварительно все слои брюшной стенки вытягиваются, образуя особый мешочек – *мошонку*, которая имеется только у млекопитающих (рис. 383). В мошонке находятся не только семенники, но также их придатки (как и у других амниот, они образуются из канальцев переднего отдела мезонефроса), начальная часть семяпровода, сосуды и нервы.

Половые клетки, образующиеся в стенках извитых семенных канальцев семенника (яичка), поступают в канальцы придатка, где они обретают подвижность и скапливаются до эякуляции. От придатка начинается семяпровод, который происходит из вольфова протока. Семяпроводы имеют значительную длину, поскольку они возвращаются в брюшную полость и в области таза впадают в мочеиспускательный канал, предварительно образовав боковые ответвления – семенные пузырьки, секрет которых входит в состав спермы.

Мочеиспускательный канал самцов млекопитающих проходит через губчатое тело полового члена, у основания

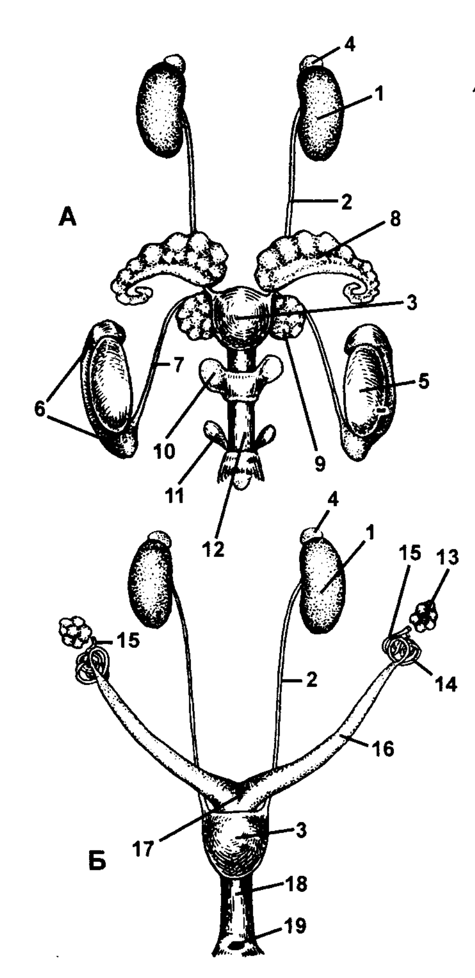


Рис. 382. *Мочеполовая система крысы:*
А – самец; Б – самка; 1 – почка; 2 – мочеточник; 3 – мочевой пузырь; 4 – надпочечник; 5 – семенник; 6 – придаток семенника; 7 – семяпровод; 8 – семенной пузырек; 9 – предстательная железа; 10 – куперова железа; 11 – препуциальная железа; 12 – половой член; 13 – яичник; 14 – яйцевод; 15 – воронка яйцевода; 16 – рог матки; 17 – матка; 18 – влагалище; 19 – половое отверстие

которого располагается предстательная железа – железисто-мышечный орган, продуцирующий компоненты спермы и множество биологически активных веществ. В момент наивысшего полового возбуждения в ходе полового акта сокращение гладких мышечных клеток проталкивает сперму, благодаря чему она с силой выбрасывается из полового члена во влагалище самки.

Половой член млекопитающих организован значительно сложнее, чем копулятивный орган крокодилов и черепах. Он образован двумя пещеристыми телами, которые продольно срастаются друг с другом и с губчатым телом, заканчивающимся головкой, окруженной кожной складкой – крайней плотью. У многих млекопитающих (хищных, ластоногих и др.) в соединительной ткани между пещеристыми телами располагается еще особая длинная кость *бакулюм* (os penis), которая упрочняет

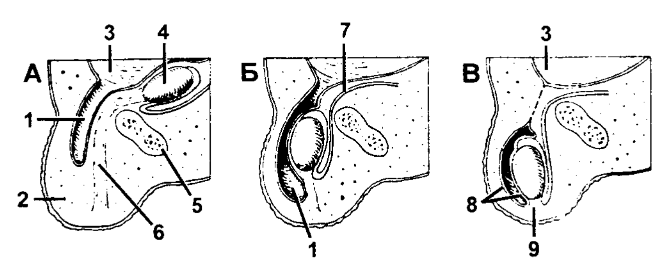


Рис. 383. *Опускание семенника у млекопитающих; брюшная поверхность тела обращена влево.*

Из полости тела выпячивается влагалищный отросток (А); выстилающая его брюшина формирует влагалищную оболочку (tunica vaginalis) кармана мошонки (Б). На В штриховой линией обозначено положение пахового канала у тех млекопитающих, у которых карман мошонки не замыкается полностью: 1 – влагалищный отросток; 2 – мошонка; 3 – брюшная полость; 4 – семенник; 5 – симфиз; 6 – направляющая связка; 7 – семяпровод; 8 – влагалищная оболочка; 9 – направляющая связка (по Тюрнеру)

половой член и в значительной мере увеличивает надежность эрекции. Эта кость может быть весьма массивной, например, умельцы некоторых народов Севера из соответствующих костей ластоногих изготовляют различные предметы (вплоть до этажерок!), и не случайно именно пенис моржа давно стал в народе красноречивой метафорой, подчеркивающей физическую незаурядность мужских достоинств. Мочеиспускательный канал проходит через губчатое тело и открывается наружным мочеиспускательным отверстием. В отличие от рептилий, совокупительный орган которых лежит внутри клоаки, значительная часть пениса млекопитающих представляет собой наружный орган.

Строение полового члена однопроходных во многом напоминает совокупительный орган самцов крокодилов и черепах (рис. 384).

Женская половая система представлена парными яичниками и половыми путями (см. рис. 382-Б). Яичники всегда находятся в брюшной полости, где фиксированы на задней (спинной) стенке брыжейкой. Яйцеводы, возникшие из мюллеровых протоков, непосредственно не связаны с яичниками (как и у всех других позвоночных), они открываются в брюшную полость отверстиями воронок, расположенными вблизи яичников.

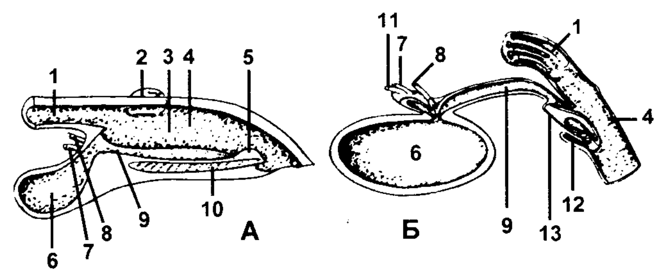


Рис. 384. *Разрез клоаки:*

А – самца черепахи; Б – самца однопроходного млекопитающего – ехидны. У черепахи в дне клоаки располагается образование, подобное пенису; парные гребни способны временно смыкаться с образованием трубки для выведения спермы. У однопроходных внутри клоаки сформирован пенис; внутри него проходит разветвленный канал для выведения спермы, но моча выходит наружу мимо него через клоаку. У большинства рептилий мочеточник открывается в клоаку сверху, далеко от мочевого пузыря; по положению его выхода черепахи похожи на млекопитающих в большей степени – у них он переместился вентрально. Желоб на А и трубка на Б, обозначенные как мочеиспускательный канал, по существу, являются лишь вентральным передним отделением клоаки. К особенностям черепах относится присутствие на боковых стенках клоаки пары маленьких «дополнительных» образований, подобных мочевому пузырю; 1 – кишка; 2 – анальный мешок; 3 – одна из парных складок – пещеристых тел члена; 4 – клоака; 5 – головка полового члена; 6 – мочевой пузырь; 7 – семяпровод; 8 – мочеточник; 9 – мочеиспускательный канал; 10 – волокнистая ткань; 11 – рудиментарный яйцевод; 12 – половой член в сумке; 13 – канал полового члена для спермы (из А. Ромера и соавт.)

Яйцеводы млекопитающих лучше других позвоночных дифференцированы на отделы. Первый отдел, заканчивающийся воронкой, носит названия маточной (фаллопиевой) трубы. Далее следует более широкий отдел – матка, которая с каждой стороны тела впадает в непарное влагалище, проксимальный отдел которого образуется из мюллерова протока, а дистальный – мочеполовой канал – из мочеполового синуса (пазухи). В дистальный отдел (при большой длине он выглядит как продолжение влагалища) также открывается наружное отверстие женского мочеиспускательного канала. Там же находится гомолог пениса – клитор, который устроен проще: он состоит из двух пещеристых тел и головки, губчатого тела нет.

У разных систематических групп млекопитающих строение женских половых органов может существенно различаться. У самых примитивных млекопитающих – о д н о п р о х о д н ы х (утконос, ехидна, проехидна)

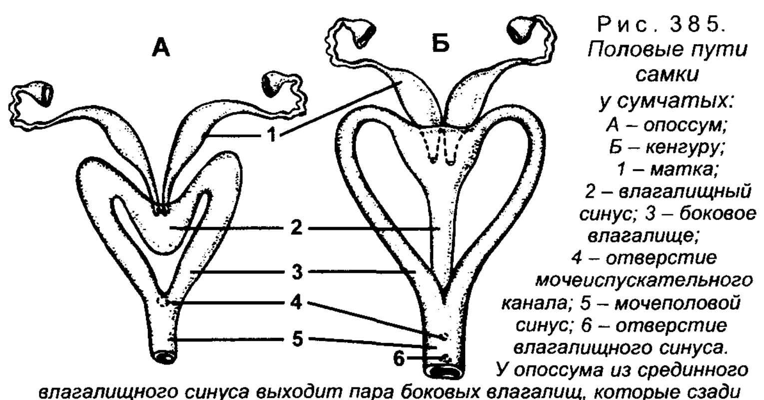


Рис. 385. *Половые пути самки у сумчатых: А – опоссум; Б – кенгуру; 1 – матка; 2 – влагалищный синус; 3 – боковое влагалище; 4 – отверстие мочеиспускательного канала; 5 – мочеполовой синус; 6 – отверстие влагалищного синуса. У опоссума из срединного влагалищного синуса выходит пара боковых влагалищ, которые сзади вновь объединяются в мочеполовой синус. У данного вида кенгуру влагалищный синус превратился в дополнительную срединную влагалищную трубку (из А. Ромера)*

влагалища нет, яйцеводы, раздельные на всем протяжении, дифференцируются на маточные трубы и матки, которые самостоятельно открываются в мочеполовой синус. У сумчатых влагалище имеется, но оно часто бывает парным, представляя собой пару трубок, сросшихся своими проксимальными и дистальными (т.е. передними и задними) отделами (рис. 385).

Влагалище плацентарных млекопитающих всегда непарное, но проксимальные отделы в той или иной степени сохраняют парность (рис. 386). У многих неполнозубых, грызунов и летучих мышей матка *двойная*, при этом правая и левая матка полностью обособлены одна от другой и открываются во влагалище самостоятельными отверстиями. Если матки соединяются друг с другом своими дистальными отделами, то матка называется *двураздельной*, она имеется у некоторых хищных, грызунов и летучих мышей. Матки могут срастаться своими проксимальными отделами, при этом с маточными трубами связаны лишь самые проксимальные части (в виде рогов) – это *двурогая* матка, она имеется у некоторых хищных, копытных и китообразных. У высших млекопитающих (приматов) и некоторых летучих мышей матка целиком непарная и по бокам соединена с маточными трубами (которые все равно остаются парными!), такая матка называется *простой*.

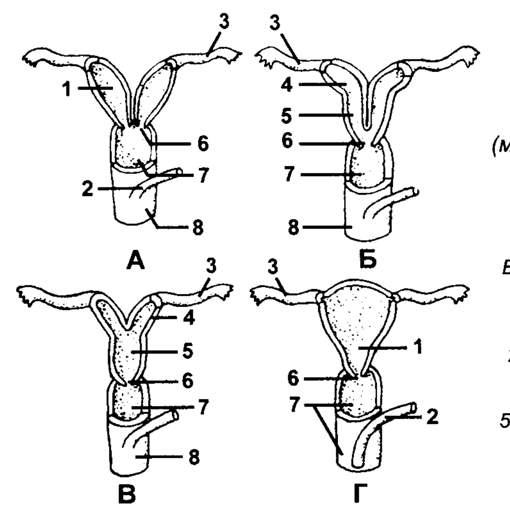


Рис. 386. *Схемы, показывающие постепенное объединение задних частей яйцеводов (маток) у плацентарных млекопитающих. Матка и часть влагалища вскрыты: А – двойная матка; В – двураздельная матка; В – двурогая матка; Г – простая матка; 1 – матка; 2 – мочеиспускательный канал; 3 – фаллопиева труба; 4 – рог матки; 5 – тело матки; 6 – шейка матки; 7 – влагалище; 8 – мочеполовой синус (из А. Ромера и соавт.)*

Развитие. Оплодотворение, как и у всех амниот, внутреннее. Сперма попадает в половые пути самки во время полового акта, в ходе которого затвердевший эрегированный половой член самца вводится во влагалище самки. Оплодотворение яйцеклетки и начальные этапы развития проходят в маточных трубах. Однако дальнейшее развитие млекопитающих, принадлежащих к разным систематическим группам, идет неодинаково. Яйца млекопитающих содержат мало желтка (изолецитальные яйца), дробление асинхронное, т.е. бластомеры делятся не одновременно, поэтому увеличение числа бластомеров зародыша происходит не в геометрической прогрессии ($2 \rightarrow 4 \rightarrow 8 \rightarrow 16 \rightarrow 32 \rightarrow 64$ и т.д.), а постепенно, в результате количество бластомеров в зародыше может быть нечетным. Кроме того, для раннего развития зародыша млекопитающих характерна *компактизация*, в ходе которой бластомеры внезапно сближаются и в большей степени контактируют друг с другом (рис. 387).

Наиболее примитивные – однопроходные – откладывают яйца, покрытые скорлупой, однако, в отличие от рептилий и птиц, яйцо содержит не зиготу и питательные вещества, а зародыш, находящийся на средней стадии своего развития. Первую половину своего развития зародыш прошел в половых путях матери.

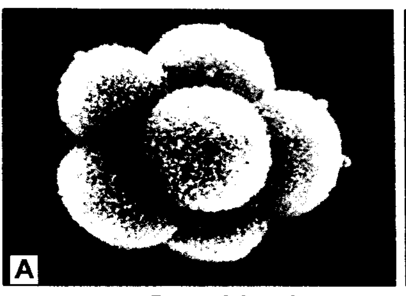




Рис. 387. *8-клеточный зародыш мыши: до (А) и после (Б) компактизации; микрофотографии получены с помощью сканирующего электронного микроскопа (из С. Гилберта)*

Достигнув определенного состояния, зародыш разрушает изнутри скорлупу яйца и выходит из него, при этом у ехидн он оказывается в сумке, куда самка помещает яйцо, а у утконосов – в гнезде (у них нет сумки). Как и все млекопитающие, однопроходные выкармливают детенышей молоком, которое у них стекает прямо по шерсти, поскольку протоки млечных желез не образуют соска.

У сумчатых развивающийся зародыш контактирует в области желточного мешка с гипертрофированной стенкой матки и диффузно осуществляет с ней обмен веществ. Однако полного развития в половых путях у сумчатых не происходит, поэтому рождается еще, по сути, эмбрион очень маленького размера (например, у гигантского рыжего кенгуру, рост которого превышает 2 м, рождается эмбрион длиной всего около 3 см, который немедленно ползет в сумку (причем самостоятельно!), обхватывает сосок и держит его очень прочно (по этой причине некоторое время даже считали, что кенгуру размножаются почкованием). Питаясь молоком матери, детеныш быстро заканчивает свое развитие, но еще довольно долго остается в сумке.

Развитие высших млекопитающих – плацентарных – целиком проходит в женских половых путях. Оплодотворенная в маточной трубе яйцеклетка (зигота) там же приступает к дроблению, одновременно перемещаясь в полость матки. Там наружный слой зародыша – трофобласт, на поверхности которого образуются ворсинки хориона, – срастается со стенкой матки, слизистая

оболочка которой к тому моменту сильно утолщена. Со временем между развивающимся зародышем и стенкой матки образуется общая связующая структура – плацента, через которую происходит обмен веществ между матерью и зародышем. По завершении внутриматочного развития плацентарные млекопитающие рождают хорошо развитого детеныша и некоторое время вскармливают его молоком.

Подобно птенцам птиц, которых, напомним, делят на выводковые и гнездовые, детеныши млекопитающих могут рождаться зрячими, подвижными и покрытыми шерстью, например жвачные, или слепыми, голыми и совершенно беззащитными, например хищные. Отличия могут быть даже среди близких видов, например, зайчата рождаются зрячими и вскоре после рождения могут бегать, тогда как крольчата слепые, голые и беспомощные.

Млекопитающие проявляют хорошо выраженную заботу о потомстве, при этом детеныши выкармливаются сначала молоком, потом пищей взрослых, причем хищные специально для этого приносят часть пойманной добычи. Родители охраняют детенышей и вместе с другими взрослыми особями обучают. Однако через определенное время молодые самцы чаще всего изгоняются, чтобы предотвратить кровосмешение.

Нервная система. Центральная нервная система млекопитающих является наиболее сложной среди всех позвоночных. Головной мозг очень крупный и по массе значительно превосходит спинной мозг (рис. 388). Так, например, у хищных головной мозг соотносится со спинным в пропорции 4 : 1, у приматов – 8 : 1, у человекообразных обезьян – 20 – 25 : 1, а у человека – 45 : 1. Особенно крупным является конечный мозг, по данным Никитенко, масса полушарий конечного мозга у ежей составляет 48% от массы всего головного мозга, у белок – 53%, у волков – 70%, у дельфинов – 75%. При этом увеличение достигается путем масштабного разрастания свода, а не полосатых тел, как это происходит у птиц. Свод у млекопитающих вторичный (неопаллиум), поскольку вся его поверхность покрыта корой, образованной серым веществом. Кора полушарий

Рис. 388.
Мозг кролика:
А – сверху; Б – снизу;
В – сбоку;
Г – продольный разрез; 1 – большие полушария;
2 – обонятельные доли; 3 – зрительный нерв; 4 – эпифиз;
5 – средний мозг;
6 – мозжечок;
7 – продолговатый мозг; 8 – гипофиз;
9 – варолиев мост;
10 – мозговая воронка;
11 – мозолистое тело
(по С. П. Наумову)

конечного мозга (большого мозга) млекопитающих подразделяется на *древнюю кору*, которая имеет наиболее примитивное однослойное строение, похожее на участки коры полушарий рептилий и птиц, *старую кору*, которая также однослойная, но отделена от нижележащей подкорки корковой пластинкой, и *новую кору*, которая имеет наиболее сложное строение и состоит из нескольких слоев (у человека до шести в разных участках). Соотношение перечисленных участков у разных видов млекопитающих неодинаково и зависит прежде всего от уровня сложности поведения. Наиболее развита новая кора у хищных, приматов и особенно у человека, у которого на долю новой коры приходится около 96% всей коры, при этом новая кора отделена от старой и древней коры зонами средней (промежуточной) коры (перипалиокортикальной и периархикортикальной соответственно).

В коре полушарий большого мозга располагаются центры высшей нервной деятельности, они обеспечивают

наиболее сложные поведенческие реакции, которые не заложены изначально, а развиваются в течение жизни, максимально эффективно приспосабливая животное к быстро меняющимся условиям внешней среды. Напомним, что безусловные поведенческие рефлексы (инстинкты), в том числе самые сложные, представляют собой определенную программу действий, за пределы которой животное не может выйти, даже если это необходимо. Кроме того, в коре располагаются высшие центры анализаторов. Таким образом, у млекопитающих кора конечного мозга становится ведущим отделом головного мозга, который интегрирует деятельность ЦНС. Мозг такого типа называют *маммальным*.

Усложнение поведения и развитие многочисленных условных рефлексов требует весьма значительной площади коры, прежде всего новой. У наименее подвижных млекопитающих (например, ленивцев) поверхность полушарий почти гладкая, но у большинства видов разросшаяся кора образует более или менее выраженные складки (извилины), разделенные бороздами, наиболее крупные борозды отделяют доли полушарий, причем положение складок и борозд является характерным признаком для того или иного вида. В самом простом варианте имеется одна латеральная (сильвиева) борозда, которая отделяет височную долю, в более сложном головном мозге также центральная (роландова) борозда, отделяющая сзади лобную долю. У высших млекопитающих количество извилин и борозд может быть значительным, что существенно увеличивает общую поверхность коры. Особенно велика новая кора в области лобных долей, которые хорошо развиты у хищных и в еще большей степени у приматов. Именно там локализуются молодые ассоциативные центры, управляющие сложным поведением (высшая нервная деятельность).

В коре полушарий большого мозга выделяют проекционные поля, которые получают информацию от периферических (рецепторных) отделов анализаторов, между ними находятся ассоциативные поля, которые не связаны непосредственно с органами чувств, но образуют связи между проекционными полями, что делает

аналитико-синтетическую обработку сигналов более качественной. Для коры характерно наличие сложнейших связей, которые функционально подразделяются на три группы: *проекционные* – связывают головной мозг с другими отделами ЦНС, при этом они могут быть восходящими (идут от нижележащих отделов к коре) или нисходящими (идут к нижележащим отделам); *комиссуральные* – связывают участки серого вещества правого и левого полушарий (правое и левое полушария связывает мощная перемычка из нервных волокон – мозолистое тело); *ассоциативные* – соединяют между собой нервные центры, расположенные в одном полушарии.

Базальные ядра (ядра полосатого тела и некоторые другие), которые у рептилий и птиц интегрируют деятельность всего головного мозга, у млекопитающих подчинены коре и выполняют роль подкорковых центров, контролирующих движения и мышечный тонус. Обонятельные луковицы млекопитающих развиты хорошо, особенно у тех видов, для которых обоняние является ведущим органом чувств.

Промежуточный мозг включает в себя зрительные бугры (таламусы), представляющие собой крупные подкорковые скопления серого вещества, надбугровую область (эпифиз, подвешенный к таламусам на поводках), забугровую область (она связана с органами зрения и слуха) и подбугровую (гипоталамус, связанный воронкой с гипофизом). Гипоталамус имеет связи не только с нейрогипофизом (задней долей), но и с аденогипофизом (передней долей) посредством сосудистой сети воротной системы гипофиза, куда выделяются рилизинг-факторы, синтезируемые нейросекреторными клетками гипоталамуса, которые регулируют синтез и поступление в кровь гормонов аденогипофиза. Средняя доля гипофиза малофункциональна. Промежуточный мозг сверху не виден, потому что прикрыт огромными полушариями конечного мозга.

В крыше среднего мозга обособляется характерная для млекопитающих пластинка четверохолмия, состоящая из двух бугорков, из которых верхняя пара связана со зрительным, а нижняя – со слуховым анализаторами.

Напомним, что у всех прочих классов позвоночных крыша среднего мозга разделена продольной бороздой на два бугра (двухолмие). Проводящие пути локализованы в ножкам среднего мозга. Размеры этого отдела головного мозга у млекопитающих невелики, что связано с его подчиненностью высшим центрам, прежде всего коре. От среднего мозга отходят III и IV пары черепных нервов. Полость среднего мозга представлена узким сильвиевым водопроводом, соединяющим между собой третий и четвертый желудочки.

Ромбовидный мозг млекопитающих разделен на задний и продолговатый. Задний мозг представлен не только мозжечком, но и хорошо выраженным мостом, что связано с более высокой организацией проводящих путей у млекопитающих, значительная их часть проходит через мост.

Мозжечок развит очень хорошо, состоит из средней части – непарного червя и боковых отделов – полушарий, также имеются клочок и узелок. Таким образом, наряду с древними (клочок, узелок) и старыми (передняя часть червя) структурами, у млекопитающих имеются более молодые (полушария и задняя часть червя). При этом более старые структуры получают чувствительную информацию от органа равновесия и спинного мозга (вестибуло- и спинно-мозжечковые пути), тогда как молодые – от коры полушарий конечного мозга (корково-мостомозжечковые пути). Наряду с полушариями большого мозга, мозжечок снаружи покрыт корой (правда, более простого строения, чем полушария большого мозга) серого вещества, именно в ней локализуются наиболее молодые центры, управляющие координацией сложных движений. На поверхности полушарий мозжечка, так же как и на поверхности полушарий конечного мозга, образуются складки – листики мозжечка, которые увеличивают поверхность коры. Более простыми функциями управляют ядра, расположенные в мозжечке медиально.

Столь сложная деятельность мозжечка млекопитающих нуждается в совершенной и многосторонней связи с ведущими отделами головного мозга, эти связи локализуются в ножках мозжечка (верхних, средних

и нижних), при этом верхние (или передние) ножки направляются к среднему мозгу (они несут главным образом двигательные волокна), средние (несут импульсы из коры полушарий большого мозга) – к мосту, а нижние (или задние) – к продолговатому мозгу (несут проприоцептивные импульсы от спинного мозга).

В продолговатом мозге различают парные валики белого вещества – пирамиды, расположенные на передней поверхности продолговатого мозга. Пирамиды представляют собой двигательные пути, которые направляются от коры большого мозга к ядрам передних рогов спинного мозга и управляют деятельностью скелетной мускулатуры, именно эти проводящие пути обеспечивают произвольные движения.

В передней части спинного мозга и стволе головного мозга серое вещество находится не только в составе выраженных клеточных скоплений (ядер), но также диффузно распределено в виде ретикулярной формации. Ее значение у млекопитающих не столь велико, как у низших позвоночных, однако она участвует в координации простых движений, кроме того, ретикулярная формация принимает участие в передаче двигательных импульсов от вышележащих отделов мозга к нижележащим. Ретикулярная формация также стимулирует деятельность высших центров коры полушарий большого мозга и контролирует некоторые рефлексы (например, кашель, чихание).

Спинной мозг имеет характерное сегментарное строение, в переднем и заднем отделах образует утолщения (шейное и пояснично-крестцовое, соответственно). У взрослых особей длина спинного мозга меньше длины позвоночного столба, поэтому в задней части позвоночного канала находятся корешки спинного мозга, образующие конский хвост. Задняя, редуцированная, часть спинного мозга образует соединительнотканную *концевую нить*.

Периферическая нервная система. От головного мозга отходят 12 пар черепных нервов, среди которых I, II, и VIII пары являются чувствительными; IV, VI, XI и XII двигательными; III, V, VII, IX и X

смешанными, причем III пара содержит двигательные и парасимпатические волокна, V – чувствительные и двигательные, VII, IX и X – чувствительные, двигательные и парасимпатические волокна. При этом у млекопитающих XI пара (добавочный нерв) полностью дифференцирована. Спинномозговые нервы (передние ветви) образуют нервные сплетения.

Вегетативная нервная система млекопитающих развита очень хорошо. Центры парасимпатического отдела находятся в вегетативных ядрах соответствующих черепных нервов (они содержат только парасимпатические волокна), а также в крестцовом отделе спинного мозга. Периферический отдел включает в себя упомянутые волокна черепных нервов вместе с промежуточными ганглиями, где белые соединительные волокна переключаются на серые (подробнее об этом см. т. 1 «Вегетативная (автономная) нервная система»). Центры симпатического отдела находятся в боковых рогах серого вещества некоторых сегментов спинного мозга (грудных, а также последнем шейном и верхних поясничных). Периферический отдел – это симпатические стволы, симпатические ганглии и сплетения.

Органы чувств у большинства млекопитающих развиты очень хорошо, частичная или полная редукция того или иного анализатора обычно носит вторичный характер и связана с особенностями образа жизни.

Орган зрения имеется у большинства млекопитающих. Строение глаза типично для наземных позвоночных (выпуклая роговица и двояковыпуклый хрусталик), аккомодация менее совершенна, чем у птиц, осуществляется только путем изменения кривизны хрусталика под воздействием ресничной мышцы. У мелких грызунов (например, мыши) аккомодация вообще отсутствует.

Различать цвета могут далеко не все млекопитающие, например, лесной хорек и многие другие животные лишены цветового зрения, другие виды различают лишь отдельные цвета спектра, и только очень немногие млекопитающие (высшие приматы восточного полушария) имеют полноценное цветовое зрение. Большинство

видов способно различать только движущиеся предметы, оставляя неподвижные без внимания. Это связано с тем, что у млекопитающих преимущественно развиты другие органы чувств, а зрение для ориентации играет значительно меньшую роль, чем у птиц. Более острое зрение имеют обитатели степей, саванн, прерий и других обширных открытых территорий, а также ночные животные. Напротив, лесные млекопитающие видят хуже. У некоторых видов, преимущественно подземных (слепыша, некоторых кротов) зрение вообще атрофировалось, а редуцированные глаза полностью закрыты перепонкой.

Орган слуха у млекопитающих развит очень хорошо, а его строение гораздо более сложно, чем у других классов. Только у млекопитающих имеется наружное ухо, представляющее собой воронку из эластического хряща, покрытую кожей. Благодаря наличию хорошо развитых ушных мышц (они относятся к мимическим) большинство зверей способны поворачивать ушные раковины по направлению к источнику звука, четко определяя его местонахождение. Это позволяет безошибочно ориентироваться даже без участия зрения. В барабанной полости среднего уха находятся не одна, как у всех других наземных позвоночных, а три слуховые косточки – молоточек, наковальня и стремечко (об их развитии мы говорили выше, обсуждая череп), подвижно связанные между собой суставами, поэтому звукопередающий аппарат у млекопитающих совершеннее. Во внутреннем ухе имеется полностью сформированная улитка (рис. 389), в которой хорошо развит звуковоспринимающий кортиев орган. Особенно хорошо орган слуха развит у ночных видов и хищных, часто при этом слух является основным органом чувств (например, у кошачьих).

Рис. 389. *Лабиринт млекопитающего: 1 – утрикулюс; 2 – саккулюс; 3 – основная мембрана; 4 – улитка*

Часть млекопитающих способна ориентироваться с помощью эхолокации. В наибольшей степени это свойственно летучим мышам, землеройкам, ластоногим и дельфинам. При этом острота эхолокации очень высока, например, летучие мыши активно летают в темное время суток и неосвещенных пещерах, при этом уклоняясь от столкновений с предметами и разыскивая пищу, а дельфины, испуская звуки частотой 120 – 200 кГц, с высокой точностью определяют местонахождение косяков рыб на расстоянии до 3 км.

Орган обоняния развит исключительно хорошо, поскольку для большинства млекопитающих является основным в процессе ориентации. Обонятельная капсула имеет крупные размеры, область обонятельного эпителия весьма обширна. У ряда млекопитающих (сумчатых, грызунов, копытных) в обонятельной капсуле обособляется отдел, открывающийся в нёбно-носовой канал, это якобсонов орган (см. раздел «Пресмыкающиеся»). Обоняние вторично редуцированно у китов, однако у других морских млекопитающих (тюленей) обоняние развито очень хорошо. Острое обоняние помогает млекопитающим свободно ориентироваться по запахам, оставленным другими животными, поэтому запаховая сигнализация чрезвычайно широко распространена в природе. Чуткость обоняния при этом может быть удивительно высокой, например, свиньи и собаки легко отыскивают предметы даже под землей, поэтому их часто используют для поиска очень дорогих грибов – трюфелей.

Поведение млекопитающих наиболее сложное среди всех животных, оно основывается не на врожденных (безусловных) рефлексах, определяющих инстинктивную деятельность, а на приобретенных в течение жизни условных рефлексах. Для многих видов свойственно обучение молодняка, в ходе которого молодые особи получают сведения, которые накапливались в популяции в течение многих поколений. Например, слоны, ведомые вожаком – самой опытной слонихой, узнают место расположения всех жизненно важных мест, которые могут быть удалены друг от друга на большие расстояния, и в последующем находят дорогу самостоятельно. У птиц

вся информация о сезонных миграциях заложена на уровне безусловных рефлексов.

Высокое развитие высшей нервной деятельности, основанной на условных рефлексах, формируемых в коре больших полушарий конечного мозга, позволяет млекопитающим проявлять великолепную экологическую пластичность. Поэтому млекопитающие сумели занять самые разнообразные экологические ниши и в настоящее время являются доминирующим классом среди позвоночных.

Анатомические критерии для определения степени психического развития организма не являются абсолютно надежными. В частности, абсолютная и относительная масса головного мозга не всегда существенна. Так, например, масса головного мозга макака составляет 62 г, гиббона – 100, шимпанзе и орангутана – 400 – 420, гориллы – 500, кошки – 30, дельфина – 1800, кита – 7000, слона – 5000 г и т.д.

По относительной массе мозга по сравнению с массой тела многие млекопитающие (ряд низших обезьян, грызунов и др.) и некоторые птицы превосходят человека. Российский антрополог **Я. Я. Рогинский** предложил оригинальный «квадратный указатель мозга» – произведение абсолютной массы мозга на относительную. Приведенный указатель отражает уровень цефализации, или «церебролизации», т.е. «величину массы мозга при исключенном влиянии массы тела на массу мозга» (Я.Я. Рогинский, М.Г. Левин). По данным авторов, эта величина составляет у насекомоядных 0,06; грызунов – 0,19; неполнозубых – 0,25; копытных и хищных – 1,14; полуобезьян и американских когтистых обезьян – 1,37; низших обезьян Старого Света – 2,25; гиббонов – 2,51; ластоногих – 2,81; китообразных – 5,25; человекообразных обезьян – 7,35; слонов – 9,82; человека – 32,0. Сравнительный анализ «квадратного указателя мозга» позволяет говорить «о связи интеллекта с деятельностью анализирующей конечности (цепкого хвоста, хобота, руки) у животных с большой массой мозга, уже не говоря про человека» (Я. Я. Рогинский).

➲ Вопросы для самоконтроля и повторения

1. Какие признаки присущи хрящевым рыбам?
2. Опишите внешнее строение акулы.
3. Что собой представляет плавник?
4. Какое строение имеют покровы хрящевых рыб? Что такое плакоидная чешуя?
5. На какие отделы подразделяется скелет позвоночных животных?
6. Какие отделы выделяют в осевом скелете?
7. На какие отделы подразделяется череп?
8. Что такое добавочный скелет?
9. Каково строение мышечной системы рыб?
10. Как организована пищеварительная система позвоночных? Какие функции выполняют печень и поджелудочная железа?
11. Как происходит газообмен у хрящевых рыб?
12. Какое строение имеет кровеносная система рыб?
13. Какое строение имеет туловищная почка? Как она функционирует?
14. Какое строение имеет чешуя костных рыб?
15. Каковы особенности скелета костных рыб?
16. Какие функции выполняют электрические органы рыб?
17. Какое строение имеет жаберный аппарат костных рыб?
18. Опишите особенности газообмена костных рыб. Какие дополнительные органы газообмена имеются у костных рыб?
19. Как организована половая система хрящевых рыб? Костных рыб?
20. Как происходит развитие рыб? Приведите примеры.
21. Как организована центральная нервная система рыб? Какое строение имеет головной мозг?
22. Какое строение имеет орган зрения рыб?
23. Перечислите особенности строения наземных животных по сравнению с рыбами.
24. Какое строение имеют покровы тела земноводных? Почему они всегда влажные?
25. На какие отделы подразделяется позвоночный столб амфибий?

26. Каково происхождение подъязычной дуги наземных животных?

27. Чем характеризуется пятипалая конечность?

28. Как организована дыхательная система амфибий?

29. Чем вызвана необходимость второго круга кровообращения?

30. Каковы особенности кожных покровов рептилий?

31. Как дифференцирован позвоночный столб рептилий? Какие функции выполняют первые два шейных позвонка?

32. Чем характеризуется череп рептилий?

33. Как осуществляется дыхание у рептилий?

34. Опишите строение и функции сердца рептилий.

35. Каково строение тазовой почки? Как она функционирует?

36. Какой отдел головного мозга рептилий является ведущим?

37. Какие виды перьев птиц вы знаете? Каково их строение и функции? Как происходит развитие пера?

38. Какие особенности имеет скелет птиц? Чем они вызваны?

39. Как организована мышечная система птиц?

40. Как осуществляется газообмен у птиц?

41. Как происходит голосообразование у птиц?

42. Опишите кровеносную систему птиц.

43. Чем вызвана редукция правых половых путей самок птиц?

44. Как происходит размножение птиц?

45. Какое строение имеют кожные покровы млекопитающих? Какие производные эпидермиса вы знаете?

46. Каково значение кожи в терморегуляции у млекопитающих?

47. В связи с чем птицы и млекопитающие являются теплокровными животными? Какие преимущества дает постоянная температура тела? Как она поддерживается?

48. Какое строение имеют зубы млекопитающих? Что такое зубная формула? Как ее составляют?

49. Какое строение имеет пищеварительная система у млекопитающих, питающихся различной пищей?

50. Какие особенности имеет нервная система млекопитающих? Чем объясняется их сложное поведение?

Содержание

Учебное издание

Билич Габриэль Лазаревич
Крыжановский Валерий Анатольевич

БИОЛОГИЯ
Полный курс
Том 3
ЗООЛОГИЯ

Корректоры *Л.В.Хохлова, Ж.Ш.Арутюнова*
Компьютерная верстка *П.И.Куренкова*

ИД № 02795 от 11.09.2000 г.

Подписано в печать 16.07.2002. Формат 84х108 $^{1}/_{32}$. Гарнитура Школьная
Печать офсетная. Усл. печ. л. 28,56. Тираж 10 000 экз. Заказ 4538.

ООО «Издательский дом «ОНИКС 21 век»
107066, Москва, ул. Доброслободская, 5а
Отдел реализации: тел. (095) 310-75-25, 150-52-11
Internet: www.onyx.ru; e-mail: mail@onyx.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов издательства.
ОАО «Тверской полиграфический комбинат»
170024, г. Тверь, пр-т Ленина, 5.

